Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Nr. 145

Willi Hennig

Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins

Schriftleiter:
Karl Wilhelm Harde

Stuttgart
1965

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 5. August 1965 Nr. 145

Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins
und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 319 Abbildungen

Inhaltsübersicht

I. Einleitung

Die vorliegende Untersuchung kann als Ergänzung meiner Arbeit über die Familien der Diptera Schizophora (1958) angesehen werden. Sie verdankt ihr Zustandekommen übrigens einem Zufall. Ursprünglich beabsichtigte ich nur, meine zusammenfassende Arbeit über das System der Muscidae (im Druck) durch eine Untersuchung der aus dieser Familie beschriebenen Fossilien abzurunden, um dadurch Anhaltspunkte für die Beurteilung des geologischen Alters ihrer wichtigsten monophyletischen Teilgruppen zu bekommen. Die Aussichten schienen günstig, weil nach Handlirsch (1921, p. 269—270) nicht weniger als 11 Arten der „Unterfamilie Muscinae" und 1 Art der „Unterfamilie Stomoxydinae" aus dem Bernstein bekannt sein sollten. Zu meiner großen Überraschung brachte die Durchsicht aller nur erreichbaren europäischen Bernsteinsammlungen nicht ein einziges Exemplar aus den Familien Muscidae und Anthomyiidae zutage. Wohl aber fand ich bei dieser Gelegenheit etwa 75 Einschlüsse, die zur Gruppe der Acalyptratae gehören. Schon die oberflächliche Beurteilung dieser Fossilien ließ erkennen, daß deren genauere Bearbeitung unerwartete und wichtige Ergebnisse bringen würde. Ich stellte daher andere Pläne zugunsten dieser Arbeit zurück.

Ermöglicht wurde sie mir durch die Unterstützung der Herren Dr. H. JAEGER (Geologisch-paläontologisches Institut und Museum der Humboldt-Universität Berlin), Dr. H. REMY (Institut für Paläontologie der Universität Bonn), A. COLLART (Institut Royal des Sciences Naturelles, Brüssel), Dr. R. BIRENHEIDE (Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main), Professor Dr. A. SEILACHER (Geologisch-paläontologisches Institut der Universität Göttingen), Professor Dr. E. VOIGT und Professor Dr. W. HAENTSCHEL (Geologisches Staatsinstitut Hamburg), Dr. S. L. TUXEN (Universitetets Zoologiske Museum, Kopenhagen), R. BAKER (Dept. of Palaeontology, British Museum, Nat. Hist., London), Dr. FR. WESTPHAL und Dr. W. SCHUMANN (Geologisch-paläontologisches Institut der Universität Tübingen), die mir die unter ihrer Obhut stehenden Sammlungen bereitwillig und großzügig zur Verfügung stellten.

Die Herren Dr. J. BEQUAERT (Tucson, Arizona), R. W. CROSSKEY (London), Dr. TH. HALTENORTH (München), Professor Dr. S. G. KIRIAKOFF (Gent), Dr. B. MANNHEIMS (Bonn), Dr. G. MORGE (Eberswalde bei Berlin), J. MOUCHA (Prag), Dr. D. POVOLNÝ (Brünn), C. W. SABROSKY (Washington), G. STEYSKAL (Washington), Professor Dr. H. WEIDNER (Hamburg) und Dr. VLATISLAV ZÁZVORKA (Prag) unterstützten mich durch Hinweise auf vorhandene Bernsteinsammlungen oder bei der Suche nach verschollenen Typen älterer Autoren, gaben mir Auskünfte in sachlichen Fragen oder sandten mir rezentes Vergleichsmaterial. Allen genannten Herren fühle ich mich zu großem Danke verpflichtet. Dagegen erhielt ich auf meine Anfrage nach der Bernsteinsammlung, die sich im Museum of Comparative Zoology der Harvard University, Cambridge, Mass., befinden soll, von Herrn Professor F. M. CARPENTER keine Antwort.

II. Erforschungsgeschichte

Die ersten Acalyptratae aus dem Baltischen Bernstein sind wahrscheinlich von JAN SVATOPLUK PRESL (1822), damals Professor der Naturgeschichte in Prag, beschrieben worden. PRESL beschrieb die 4 ihm bekannten Arten zwar unter dem Gattungsnamen „*Musca*". Zu dieser Gattung wurden aber zu seiner Zeit vielfach auch die meisten Acalyptratae gestellt. Die Beschreibungen PRESL's erlauben eine Deutung seiner Arten nicht. Der Name „*Musca longipes*" (übrigens ist dieser Name präokkupiert) läßt vermuten, daß er auf die in der vorliegenden Arbeit unter dem Namen *Electrobata tertiaria* angeführte oder doch eine verwandte Art zu beziehen ist. Auch andere von PRESL beschriebene Arten mögen mit solchen, die in der vorliegenden Arbeit unter anderem Namen auftreten, identisch sein. Leider scheinen die von ihm beschriebenen Bernsteineinschlüsse nicht erhalten zu sein.

Herr Dr. VLATISLAV ZÁZVORKA, Leiter der geologisch-paläontologischen Abteilung des Národní Museum, Prag, schrieb mir am 15. Mai 1964: „Ich habe alle Vormerkungen bei der nicht großen Insektensammlung, welche die geologisch-paläontologische Abteilung aus dem Bernsteine besitzt, nachgesehen. Leider habe ich nichts festgestellt, was bezeugen könnte, daß dazwischen auch etwas von dem Material, über welches JAN SVATOPLUK PRESL disponierte, vorhanden ist. Ich bin überzeugt, daß in Prag das Material, welches Sie suchen, sich nicht befindet."

Wenig später hat LOEW über die Dipteren des Baltischen Bernsteins gearbeitet. Er hat, wie er (1850) berichtet, weit über 10 000 Exemplare untersucht und war zu der Überzeugung gekommen, damit seine Untersuchungen über die Bernstein-Dipteren „so ziemlich abgeschlossen" zu haben. „Ich habe in der letzten Zeit mehrmals unter hundert neuen Individuen der von mir untersuchten Ordnung (das sind die Dipteren) kaum eine mir noch unbekannte Art gefunden."

Zu den Acalyptratae glaubte LOEW (1850) 28 der ihm aus dem Bernstein bekannten etwa 850 Dipterenarten stellen zu können. Er hat aber kaum eine davon beschrieben und benannt. Es war seine Absicht, die genaue Bearbeitung in dem von BERENDT geplanten umfassenden Bernsteinwerke zu veröffentlichen. Dieser Plan wurde aber durch den vorzeitigen Tod BERENDT's vereitelt. So liegen von LOEW nur 2 vorläufige und allgemeine Berichte (1850, 1861) vor, in denen er die Gattungen und Familien nennt, zu denen ihm die beobachteten Acalyptratenarten zu gehören schienen. LOEW's Typen sind offenbar nicht erhalten.

MEUNIER, der 1899 die in Königsberg vorhandenen Dipterentypen revidierte, mußte schon damals für die Acalyptratae feststellen: „Le Musée de Königsberg ne possède aucun type appartenant à cette division des Muscidae." Dasselbe gilt nach einer Auskunft von Herrn Dr. H. JAEGER für die Sammlungen des Paläontologischen Instituts und Museums der Humboldt-Universität, Berlin, die aus anderen Dipterenfamilien nicht wenige Typen LOEW's enthalten. Unter diesen Umständen ist es wohl ein Glück, daß LOEW die Acalyptraten, die ihm vorlagen, nicht beschrieben und benannt hat, denn ohne die Typen wären sie heute wohl unmöglich mit Sicherheit zu identifizieren. An sich aber ist der Verlust seines Materials aufs tiefste zu beklagen.

Einige wenige Acalyptraten aus der Sammlung LOEW's befinden sich im Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.), London. Sie sind im Juli 1922 von einem gewissen F. A. B. Lord angekauft worden.

Nach LOEW hat nur MEUNIER in mehreren Arbeiten (1895, 1904, 1908, 1917) Acalyptratae aus dem Baltischen Bernstein beschrieben. Soweit seine Typen (in allen Fällen: Syntypen) erhalten sind, befinden sie sich heute in der Bernsteinsammlung der Universität Königsberg (zur Zeit im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Göttingen). Sie sind in der vorliegenden Arbeit neu beschrieben worden. Leider sind nicht alle von MEUNIER beschriebenen Arten erhalten. Schon vor dem Kriege habe ich in Königsberg nach einigen von ihnen vergeblich gefragt. Auch der Verdacht, daß sie in Antwerpen gefunden werden könnten, hat sich leider nicht bestätigt.

Herr Professor Dr. S. G. KIRIAKOFF schreibt mir am 16. Mai 1964: „Auskunft über MEUNIER's eventuelle Sammlungen gibt es einfach nicht. Noch gestern erhielt ich Bericht vom Direkteur des Antwerpener Tiergartens, wo MEUNIER damals Museumskurator gewesen ist. Von irgendwelchem Material von MEUNIER besitzt der Tiergarten kein einziges Stück. Professor FRITZ CARPENTIER aus Lüttich meint, daß ein Teil des MEUNIER'schen Materials sich vielleicht in Bonn befinden könnte." Das ist indessen nach freundlicher Auskunft der Herren Dr. B. MANNHEIMS (Museum AL. KOENIG) und Dr. H. REMY (Institut für Paläontologie der Universität) nicht der Fall.

Einige der von MEUNIER beschriebenen Arten werden also leider ungedeutet bleiben müssen.

Es ergibt sich nun die Frage, inwieweit die vorliegende Arbeit den Anspruch erheben kann, die im Bernstein vertretenen Arten der Gruppe Acalyptratae einigermaßen vollständig erfaßt zu haben. Die Tatsache, daß von den 36 aufgeführten Arten 25 als neu beschrieben werden mußten, hat, für sich allein genommen, kaum Gewicht, weil LOEW, wie erwähnt, die Arten, die ihm vorlagen, nicht beschrieben hat, so daß die jetzt neu beschriebenen Arten ihm schon vor 100 Jahren bekannt gewesen sein könnten. Tatsächlich stimmt die Zahl der Arten, die in der vorliegenden Arbeit aufgeführt sind (36) mit der Zahl der Arten, die LOEW bekannt waren (28), nicht schlecht überein. Trotzdem bedeutet auch das nicht allzuviel. LOEW (1861) gibt an, daß die ihm bekannten Arten zu den Familien Helomyzidae, Micropezidae, Diopsidae („gesichert") und („ziemlich gesichert") zu den Sciomyzidae, Sapromyzidae, „Ephydrinidae", Drosophilidae und „Oscinidae" (= Chloropidae) gehörten. Diese Familien sind alle auch in dem mir vorliegenden Material vertreten, wenn man annimmt, daß LOEW zu den „Ephydrinidae" auch die Camillidae und Diastatidae rechnete. Darüber hinaus liegen mir aber auch Clusiidae vor, die LOEW (der sie als „Heteroneuridae" bezeichnete) im Bernstein nicht vertreten zu sein schienen, und ebenso Psilidae, Sepsidae und Odiniidae, von denen er „vollständig gewiß" war, daß er sie im Bernstein nicht beobachtet hatte. Den Namen Odiniidae führt LOEW zwar nicht an. Zu seiner Zeit pflegte man aber die zu dieser Familie gehörenden Arten zu den Agromyzidae zu stellen, deren Name sich bei LOEW in der Liste der „gewiß nicht" beobachteten Arten befindet. Schließlich wären auch die Chamaemyiidae, Anthomyzidae und Cryptochetidae zu nennen, von denen man nicht mit Sicherheit sagen kann, unter welchem Namen sie LOEW angeführt haben würde, wenn sie ihm bekannt gewesen wären.

Es scheint danach sicher, daß in der vorliegenden Arbeit Arten beschrieben sind, die LOEW aus dem Bernstein sicher noch nicht bekannt waren, während dieser Autor andererseits unter seinen 28 Arten auch solche gehabt haben muß, die mir unbekannt geblieben sind. Allerdings gehörten nach LOEW die meisten seiner 28 Arten „zu den höchst zweifelhaften Objekten" und nur wenige schienen ihm „der Gattung nach sicher bestimmbar".

Noch deutlicher spricht die Anzahl der Exemplare, die von den einzelnen Arten vorliegen, dafür, daß wir noch lange nicht am Ende unserer Kenntnis von den Acalyptraten des Bernsteins angekommen sind. Wie die nachstehende Tabelle zeigt, liegen mir nicht weniger als 13 bis 14 von den insgesamt 36 Arten in nur je einem einzigen Stück vor, und diese 14 Arten gehören zu nicht weniger als 12 verschiedenen Familien. Nur von 8 Arten liegen mir mehr als 2 Exemplare vor. Danach ist offenbar die Wahrscheinlichkeit recht groß, daß neue Funde zu noch nicht beschriebenen Arten oder sogar zu Fami-

Übersicht über die aus dem Baltischen Bernstein bekannten Acalyptratae

Name	Anzahl der vorliegenden Stücke	Lebensweise der Larven (rezente Arten)
Fam. Cypselosomatidae		unbekannt,
Cypselosomatites succini n. sp., S. 38	1	wahrscheinlich saprophag
Fam. Calobatidae		saprophag, unter Rinde
Electrobata tertiaria (Meunier),[1] S. 43	4	und in Baummulm
Electrobata myrmecia n. sp., S. 48	2	
Fam. Megamerinidae		unter Baumrinde,
Palaeotanypeza spinosa Meunier, S. 52	1	wahrscheinlich räuberisch
Fam. Diopsidae		saprophag
Prosphyracephala succini (Loew), S. 63	2	
Fam. Psilidae		phytophag
Electrochyliza succini n. sp., S. 69	2	und im Baumfluß (?)
Fam. Dryomyzidae		saprophag und in Pilzen
Palaeotimia l'hoesti Meunier,[2] S. 72	(1)	
Prodryomyza electrica n. sp., S. 73	1	
Fam. Sepsidae		saprophag
Protorygma electrica n. sp., S. 83	1	
Fam. Sciomyzidae		karnivor (malacophag)
Prophaeomyia loewi n. sp., S. 87	2	
Prosalticella succini n. sp., S. 92	1	
Palaeoheteromyza crassicornis Meunier, S. 96	2	
Palaeoheteromyza curticornis n. sp., S. 99	1	
Sepedonites baltica n. sp., S. 102	2	
Fam. Lauxaniidae		saprophag
Chamaelauxania succini n. sp., S. 108	3	(zum Teil unter Baumrinde)
Hemilauxania incurviseta n. sp., S. 112	2	
Fam. Chamaemyiidae		aphidivor[3]
Procremifania electrica n. sp., S. 116	2	
Fam. Odiniidae		saprophag (unter Rinde und
Protodinia electrica n. sp., S. 124	1	in Gängen von Holzinsekten)
Fam. Acartophthalmidae		unbekannt; unter Baumrinde?
Acartophthalmites tertiaria n. sp.,[1] S. 132	4	
Fam. Clusiidae		saprophag unter Baumrinde
Electroclusiodes meunieri (Hendel),[1] S. 138	4	
Fam. Heleomyzidae		
„*Suillia*" *major* Meunier, S. 142	1	saprophag, oft in Pilzen
Protosuillia media (Meunier),[1] S. 144	4	
„*Heteromyza*" *dubia* Meunier, S. 145	2 (4?)	
Chaetohelomyza electrica n. sp., S. 148	1 (4?)	
Electroleria alacris (Meunier), S. 151	6	
Fam. Chyromyidae		wahrscheinlich saprophag,
Gephyromyiella electrica n. sp., S. 158	1	in Vogelnestern
Fam. Aulacigastridae		in Baumfluß
Protaulacigaster electrica n. sp., S. 162	1	
Fam. Anthomyzidae		? saprophag in Pflanzen-
Anthoclusia gephyrea n. sp., S. 165	1	stengeln
Protanthomyza collarti n. sp., S. 169	2	

Name	Anzahl der vorliegenden Stücke	Lebensweise der Larven (rezente Arten)
Fam. Cryptochetidae		parasitisch in Monophlebinae
Phanerochaetum tuxeni n. sp., S. 179	2	(Coccidae)
Fam. Carnidae		saprophag
Meoneurites enigmatica n. sp., S. 185	2	
Fam. Diastatidae		saprophag in Baummulm
Pareuthychaeta electrica n. sp., S. 191	1	
Pareuthychaeta minuta (Meunier), S. 192	1	
Fam. Camillidae		unbekannt
Protocamilla succini n. sp.,[4] S. 195	4	
Fam. Drosophilidae		saprophag (wenige phytophag
Electrophortica succini n. sp., S. 202	4	oder räuberisch)
Fam. Chloropidae		phytophag oder karnivor
Protoscinella electrica n. sp., S. 206	1	
Ungedeutet (Familienzugehörigkeit fraglich)		
Leria sapromyzoides Meunier		
Agromyza aberrans Meunier (Chloropidae?)		
dazu wahrscheinlich mindestens einige der von Presl (1822) unter dem Gattungsnamen *Musca* beschriebenen Arten		

[1] Die unter diesen Namen aufgeführten Stücke gehören möglicherweise zu mehr als einer Art. Die Frage kann in diesen Fällen nicht entschieden werden, weil das Ausmaß der individuellen Variabilität nicht bekannt ist oder weil der Verdacht auf Sexualdimorphismus besteht. In einigen anderen Fällen ist eine sichere Identifizierung einiger Stücke wegen ihres schlechten Erhaltungszustandes nicht möglich. Unter der Rubrik „Anzahl der vorliegenden Stücke" ist dann die Gesamtzahl (unter Einrechnung der unsicheren) in Klammern hinter der Zahl der sicher identifizierten Stücke beigefügt.

[2] Die Art liegt mir zur Zeit nicht vor. Ich habe aber den Holotypus, der während des Krieges verlorengegangen zu sein scheint, vor Jahren gesehen.

[3] Nicht alle rezenten Chamaemyiidae sind im Larvenstadium aphidivor. Es gibt aber Gründe für die Annahme, daß die Larven von *Procremifania electrica* Praedatoren von Adelgiden (Tannenläusen) gewesen sind; siehe S. 9.

[4] Von den 4 vorliegenden Tieren befinden sich 3 in einem Bernsteinstück.

lien gehören könnten, die bisher aus dem Bernstein noch nicht bekannt sind. Mit noch größerer Wahrscheinlichkeit darf man erwarten, daß neue Funde Exemplare von Arten liefern werden, von denen bisher nur 1 oder 2 Exemplare bekannt sind. Auch das wäre wichtig; denn da nicht alle Stücke gut erhalten sind bzw. nicht alle wichtigen Merkmale erkennen lassen, könnten neue Funde noch wesentlich zur Kenntnis der bereits beschriebenen Arten beitragen.

Alles in allem ist unsere Kenntnis der Acalyptratae des Baltischen Bernsteins also sicherlich noch alles andere als vollständig.

III. Theoretische Grundlagen und allgemeine Ergebnisse der Untersuchung

1. Vorbemerkungen

Man kann nicht behaupten, daß seit den Arbeiten von Meunier ein sonderlich großes Interesse an der Erweiterung unserer Kenntnisse von den Dipteren des Baltischen Bernsteins bestanden hat. Nur wenige Spezialisten haben in neuerer Zeit die zu ihren Familien gehörenden Arten revidiert. Die Schizophora haben keinerlei Beachtung gefunden, obwohl doch Loew die Existenz von verhältnismäßig vielen Arten im Bern-

stein erwähnt hatte, von denen nur wenige (von MEUNIER) inzwischen wirklich beschrieben worden sind.

Dieser Mangel an Interesse mag wesentlich darauf zurückzuführen sein, daß nach allgemeinem Urteil die Bernsteinfauna sich nur wenig von der rezenten unterscheidet. Noch WEIDNER schreibt (1955, p. 69), seit dem Untergang des Bernsteinwaldes seien „bei den Insekten kaum wesentliche Fortschritte in der phylogenetischen Entwicklung erzielt" worden. Die genauere, über das bereits Geleistete hinausgehende Untersuchung der Bernsteineinschlüsse scheint daher keine über die Beschreibung einiger, von den rezenten kaum und nur in belanglosen Einzelheiten abweichender Arten hinausgehende allgemeiner interessanten Ergebnisse zu versprechen.

Nach LOEW (1861) ist das, was uns an Bernsteininklusen vorliegt, „der durch besondere Lokalverhältnisse bedingte Bruchteil einer Territorialfauna der Bernsteinzeit". Auch das, was wir über diese Territorialfauna wissen, scheint durch die bereits vorliegenden Untersuchungen so gut begründet zu sein, daß unser Bild über die ökologischen Verhältnisse im Bernsteinwald durch künftige Untersuchungen seiner Dipterenfauna höchstens noch in Einzelheiten ergänzt werden könnte.

Im folgenden soll versucht werden, die Frage, ob dieser Eindruck richtig ist, an Hand der Ergebnisse zu beantworten, zu denen die Untersuchung der Acalyptratae des Bernsteins geführt hat. Dabei haben sich zwei Erfahrungen ergeben, die der Besprechung der Einzelergebnisse vorangestellt werden sollen, weil sie bei deren Beurteilung stets berücksichtigt werden müssen:

1. Die Gültigkeit aller Einzelergebnisse hängt entscheidend von der Genauigkeit ab, mit der die Bernsteinfossilien in das System der rezenten Dipteren eingeordnet werden können.

Das hört sich wie ein Gemeinplatz an; denn selbstverständlich werden alle die unter Umständen weitreichenden Schlüsse, die an das Vorkommen zweier rezenter Gattungen der Agromyzidae (Minierfliegen) im Bernstein geknüpft werden könnten (und geknüpft werden müßten!) hinfällig, wenn sich herausstellt, daß die betreffenden Fossilien gar nicht zu den Agromyzidae, sondern zu zwei ganz anderen Dipterenfamilien gehören (HENNIG 1964). Aber dasselbe gilt, wenn Fossilien zwar in die richtige Familie, hier aber in rezente Gattungen oder Artengruppen eingeordnet werden, zu denen sie nicht gehören, oder wenn die Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten Vertretern ihrer Familie im unklaren gelassen werden müssen.

Es ist heute eine recht allgemein bekannte Tatsache, daß bei den Insekten systematische Gruppen als „Familien" bezeichnet werden, die oft sehr viel älter und (zum Teil deshalb) sehr viel artenreicher sind als die „Familien" der Wirbeltiere. Das aber bedeutet, daß mit der Zuordnung eines fossilen Insekts zu einer bestimmten Familie oft in jeder Beziehung sehr viel weniger erreicht ist, als mit der Zuordnung eines fossilen Wirbeltieres zu einer der bei dieser Tiergruppe als „Familie" bezeichneten systematischen Einheit.

Bedeutungsvoll werden die Ergebnisse von Untersuchungen über fossile Insekten aus den jüngeren Perioden der Erdgeschichte erst durch den Grad von Genauigkeit, mit der sie einer bestimmten Untereinheit einer sogenannten Familie zugeordnet werden können oder auch — das ist die andere Möglichkeit — durch den sicheren Nachweis, daß sie mit keiner bestimmten Untereinheit näher verwandt sind als mit einer anderen.

Das ist aber noch nicht alles. Aussagen über die Phylogenese als realhistorischen Prozeß sind nur gültig, wenn sie als Ergebnisse von Untersuchungen monophyletischer Gruppen gewonnen sind. Nun sind aber selbst Familien, in noch höherem Maße deren Unterabteilungen, in den gebräuchlichen Systemen nicht monophyletische, sondern paraphyletische Gruppen (siehe HENNIG 1965). Ordnet man Fossilien einer solchen paraphyletischen Gruppe zu, so hat das zwar für die Feststellung der ökologischen Verhält-

nisse, unter denen sie gelebt haben müssen, oft keine große Bedeutung, denn die in einer paraphyletischen Gruppe zusammengefaßten Arten können in ihren ökologischen Ansprüchen ebenso wie in ihren morphologischen Merkmalen einander unter Umständen ähnlicher sein als die Arten einer monophyletischen Gruppe. Wenn es aber gilt, die Geschwindigkeit und das Ausmaß der morphologischen Veränderung oder der Artspaltung (Speziation) im Verlaufe eines bestimmten Zeitabschnittes festzustellen, dann kann die Frage, ob die Gruppe rezenter Arten, der ein Fossil zugeordnet wird, monophyletisch oder paraphyletisch ist, große Bedeutung haben. Von ihrer Beantwortung hängt es zum Teil ab, ob die Vorstellung, daß bei den Insekten seit dem Untergang des Bernsteinwaldes kaum wesentliche Fortschritte in der phylogenetischen Entwicklung erzielt worden seien, richtig ist oder nicht.

2. Das wichtigste Hindernis für die wissenschaftliche Auswertung der Bernsteinfossilien ist zur Zeit noch immer unsere ungenügende Kenntnis der rezenten Insekten.

Das gilt für die Kenntnis der Lebensweise rezenter Insekten, von der unsere Beurteilung der Lebensweise ihrer fossilen Verwandten abhängt, ebenso wie für die Kenntnis der geographischen Verbreitung und der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen.

Es ist ein noch heute weit verbreiteter Grundirrtum, daß die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen, die zwischen rezenten Arten und Artengruppen bestehen, überwiegend von der Paläontologie geleistet werden müsse und von Fossilienfunden abhinge. Das wäre aber nur dann richtig, wenn die Fossilienfunde so zahlreich wären, daß sie uns den Prozeß der Herausbildung der rezenten Arten aus denen der geologischen Vergangenheit mehr oder weniger lückenlos vorführen könnten. Praktisch ist das nirgends der Fall. Mit Recht stellt Bader (1958) für die Säugetiere, also eine der Tiergruppen, aus der besonders zahlreiche Fossilienfunde vorliegen, fest, daß ihre Klassifikation — richtiger hätte er wohl sagen sollen: unsere Kenntnis von den Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Arten dieser Gruppe — selbst in den meisten Einzelheiten nicht wesentlich anders aussähe, wenn nicht ein einziges Fossil gefunden worden wäre.

Tatsächlich ist die Kenntnis der zwischen rezenten Arten bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen, d. h. ihre Zusammenfassung in monophyletische Gruppen höheren und niederen Ranges, Voraussetzung für die und nicht Folge der Auswertung von Fossilfunden. Diese gewinnen nur dadurch Bedeutung, daß man sie einer bestimmten Gruppe rezenter Arten zuordnet, und um das tun zu können, muß man diese als solche erst erkannt haben. Das geschieht mit Hilfe einer Analyse der sogenannten „Heterobathmie der Merkmale" (siehe Hennig 1965). Damit ist nicht ausgeschlossen, daß in manchen Fällen erst die Fossilien eine Deutung der Merkmale rezenter Arten und damit die Analyse ihrer „Heterobathmie" ermöglichen. Ein Beispiel dieser Art ist im folgenden bei den Sepsidae (S. 77) angeführt.

Das phylogenetische System der Dipteren, d. h. die Kenntnis der bei diesen zu unterscheidenden monophyletischen Gruppen, ist noch sehr unvollkommen. Seine Vervollkommnung hat eine sehr intensive Untersuchung der Morphologie und Lebensweise der Imagines und der Larven rezenter Dipteren sowie ihrer geographischen Verbreitung zur Voraussetzung. Diese Aufgabe wird nur sehr langsam bewältigt werden können. Besonders die artenreichen Familien sind noch heute sehr unzureichend durchgearbeitet. Es ist daher z. B. nicht möglich, die Beziehungen der im Bernstein gefundenen Chloropidae, Drosophilidae, Lauxaniidae zu den rezenten Vertretern dieser Familien mit Sicherheit zu beurteilen. Deshalb wird es noch lange Zeit notwendig sein, dieselben Bernsteinfossilien immer von neuem zu untersuchen, um ihnen Aussagen abzugewinnen, die bei unserer unvollkommenen Kenntnis der rezenten Dipteren heute noch nicht zu erzwingen sind.

Leider wird auch ein noch so großer Fortschritt in der bezeichneten Richtung nicht die Voraussetzung zur Beantwortung aller Fragen schaffen können. Selbst bei so gut erhaltenen Fossilien, wie es die Bernsteineinschlüsse sind, ist uns ja stets nur ein kleiner Ausschnitt aus dem gesamten Merkmalsgefüge gegeben. Die inneren Organe (z. B. Spermatheken) und selbst der Bau der äußeren männlichen und weiblichen Kopulationsorgane bleiben uns unzugänglich. Larven und Puppen, bei denen manchmal der Schlüssel für die Deutung der Verwandtschaftsbeziehungen liegt, werden uns praktisch unbekannt bleiben.

Trotz dieser Einschränkung sagt uns die Bernsteinfauna, obwohl es sich bei ihr nur um den Bruchteil einer „Territorialfauna" der Bernsteinzeit handelt, weit mehr über das Alter monophyletischer Tiergruppen aus, als es auf den ersten Blick scheinen möchte. Nach dem, was wir über die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Familien der Nothyboidea wissen, können wir aus dem Nachweis der Megamerinidae und Diopsidae im Bernstein mit Sicherheit schließen, daß es zur Bernsteinzeit auch bereits Nothybidae gegeben hat (S. 50), und der Nachweis von *Prosphyracephala succini* beweist uns (S. 55), daß die Diopsidae zur Bernsteinzeit bereits in wenigstens zwei Teilgruppen aufgespalten waren. Solche Schlüsse konnte Loew, der vor dem Durchbruch der Deszendenztheorie lebte, noch nicht ziehen und Meunier, der einer älteren Generation rein formal klassifizierenden Systematiker angehörte, hat sie auch nicht gezogen. Deshalb verspricht auch eine sorgfältige Durcharbeitung des alten Materials unter modernen Gesichtspunkten noch wichtige Ergebnisse.

Die Fragen, zu deren Beantwortung eine Untersuchung der Bernsteineinschlüsse unter den vorstehend erwähnten Einschränkungen beitragen kann, betreffen zwei wesentlich verschiedene, wenn auch voneinander natürlich nicht unabhängige Hauptprobleme. Das eine ist die Charakterisierung der ökologischen Verhältnisse des Gebietes, in dem die betreffenden Tiergruppen gelebt haben, das andere die phylogenetische Entwicklung, die sich in der Tiergruppe selbst seit der Bernsteinzeit vollzogen hat.

2. Die ökologischen Verhältnisse im Bernsteinwald

Ander (1942) hat zusammengefaßt, was man heute auf Grund der Bearbeitung verschiedener Insektengruppen über die ökologischen Verhältnisse im Bernsteinwald zu wissen glaubt. Es ist nicht zu erwarten, daß eine genauere Untersuchung der Acalyptratae zu einer wesentlichen Korrektur oder Ergänzung dieses Bildes führen wird.

Wie die beigefügte Übersicht zeigt (S. 4—5), sind die Larven der meisten Familien, zu denen Bernsteineinschlüsse gehören, saprophag, wobei Vorkommen unter Baumrinde, in Baummulm und dergleichen besonders häufig zu sein scheint. Das ist nicht verwunderlich bei einer Waldfauna, um die es sich ja bei der Bernsteinfauna handelt, und wenig aufschlußreich. Interessanter sind nur wenige Formen:

Die rezenten Cryptochetidae (etwa 35 Arten) sind sämtlich Schildlausparasiten und scheinen ausschließlich Arten aus der Unterfamilie Monophlebinae zu befallen. Das dürfte auch die Lebensweise von *Phanerochaetum tuxeni* (S. 179) zur Bernsteinzeit gewesen sein. Tatsächlich sind auch Monophlebinae im Bernstein nachgewiesen worden, bisher aber leider nicht genauer bearbeitet. Da *Phanerochaetum* offenbar in die Stammgruppe der Cryptochetidae gehört und in einigen Merkmalen ursprünglicher ist als die rezenten Arten der Familie, dürfte es interessant sein, Genaueres über die Verwandtschaftsbeziehungen ihrer mutmaßlichen Wirte zu erfahren. Irgendwelche bemerkenswerten Erkenntnisse über die Lebensverhältnisse im Bernsteinwald werden sich aber daraus nicht ableiten lassen.

Die rezenten Chamaemyiidae sind im Grundplan als Larven sicherlich Praedatoren von Blatt- und Schildläusen. Von den beiden Unterfamilien sind die Cremifaniinae auf Adelgidae (= Chermesidae) beschränkt, während die Chamae-

myiinae bei diesen „Tannenläusen" nicht vorkommen. Da *Procremifania* aus dem Baltischen Bernstein zu den Cremifaniinae zu gehören scheint, darf mit einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß auch ihre Larven bereits Praedatoren von Adelgidae waren. Vertreter dieser auf Koniferen beschränkten Familie der Blattläuse sind bisher allerdings noch nicht beschrieben worden. Das mag aber daran liegen, daß die Blatt- und Schildläuse des Bernsteins bisher überhaupt noch keine moderne Bearbeitung erfahren haben.

Um vollkommen korrekt zu sein, muß man allerdings darauf hinweisen, daß Schlüsse von der Lebensweise einer rezenten Tiergruppe auf die ihrer fossilen Glieder immer dann etwas unsicher sind, wenn die fossilen Arten in die Stammgruppe der rezenten gehören. Wenn nämlich eine bestimmte abgeleitete Lebensweise für eine monophyletische Gruppe rezenter Arten charakteristisch ist, so kann man daraus immer nur schließen, daß der letzte gemeinsame Vorfahr der rezenten Arten diese Lebensweise auch schon besessen hat. Wenn aber die Schwestergruppe eine andere, weniger abgeleitete Lebensweise hat, so muß diese weniger abgeleitete Lebensweise auch bei derjenigen Stammart angenommen werden, die unsere apoöke Gruppe mit ihrer Schwestergruppe gemeinsam hat. Die abgeleitete (apoöke) Lebensweise der uns interessierenden Gruppe muß sich also in der Zeit zwischen der Entstehung dieser Gruppe und der Aufspaltung der letzten gemeinsamen Stammart aller ihrer rezenten Arten herausgebildet haben. Bei allen Arten der Stammgruppe (das sind diejenigen Arten, die zwischen diesen beiden Zeitpunkten entstanden sind, siehe darüber S. 19) bleibt es daher unsicher, ob sie schon oder noch nicht die abgeleitete Lebensweise der rezenten Arten gehabt haben.

Beispielsweise darf man zwar mit Sicherheit annehmen, daß schon die Larven der letzten gemeinsamen Stammart aller rezenten Cryptochetidae Parasiten bei Monophlebinae gewesen sind. Die ältere Stammart, aus der sowohl die Cryptochetidae wie deren (bis jetzt leider unbekannte) Schwestergruppe hervorgegangen sind, war dagegen zweifellos nicht parasitisch. Wann der Parasitismus bei den Cryptochetidae, in der Zeitspanne zwischen der Entstehung dieser Familie und der Entstehung der letzten gemeinsamen Stammart aller ihrer rezenten Arten, entstanden ist, läßt sich nicht angeben. Da *Phanerochaetum tuxeni* aus dem Baltischen Bernstein in die Stammgruppe der Cryptochetidae gehört, läßt sich streng genommen nicht entscheiden, ob ihre Larven schon parasitisch waren oder noch nicht. Ähnlich liegen die Dinge für *Procremifania* (Chamaemyiidae — Cremifaniinae). Legt man aber so rigorose Maßstäbe nicht an, dann wird man allerdings nicht an dem zweifeln, was oben über die wahrscheinliche Lebensweise von *Phanerochaetum* und *Procremifania* angegeben wurde.

Anders als bei den Cryptochetidae und Chamaemyiidae läßt sich bei den Sciomyzidae des Bernsteins ohne wesentliche Vorbehalte annehmen, daß ihre Larven malakophag (Schneckenfresser) gewesen sein müssen. Sie gehören nämlich drei verschiedenen, wahrscheinlich monophyletischen Teilgruppen der Sciomyzidae an, und nach der Lebensweise der rezenten Arten zu urteilen, müssen schon die gemeinsamen Vorfahren dieser drei Teilgruppen malakophag gewesen sein. Aber auch daraus ergeben sich keine neuen Erkenntnisse über die Lebensverhältnisse im Bernsteinwalde; denn daß es dort Süßwasserschnecken gegeben haben wird, ist so gut wie selbstverständlich, überdies aber auch durch gelegentliche Funde erwiesen.

Leider sind die artenreichen Acalyptraten-Familien mit rein phytophagen Larven (Agromyzidae und Trypetidae) im Bernstein nicht nachgewiesen. Was die Chloropidae anbetrifft, zu denen ebenfalls viele phytophage Formen gehören, so läßt sich für die aus dem Bernstein bekannte Gattung *Protoscinella* leider nicht angeben, zu welcher monophyletischen Teilgruppe der Familie sie gehört. Dazu ist das System der rezenten Cloropidae zuwenig durchgearbeitet. Es ist daher auch nicht möglich, festzustellen, ob die Larven phytophag gewesen sind, wie diejenigen vieler rezenter Chloropidae („Halmfliegen"), oder ob sie zu den karnivoren Formen gehörten. Später, wenn die rezenten Chloropidae besser durchgearbeitet sein werden, wird man das vielleicht entscheiden können.

Um zu Vorstellungen über das Klima im Gebiete des Bernsteinwaldes zu kommen, pflegt man Feststellungen über das Klima derjenigen Gebiete zu treffen, in denen

die nächsten Verwandten der Bernsteininsekten heute leben. LOEW (1850) hatte festgestellt: „Diejenigen lebenden Arten, die den Bernsteinarten am nächsten kommen, finden sich in ganz überwiegender Menge in Nordamerika." Seither hat sich gezeigt, daß dieser Eindruck durch die ungenügende Kenntnis bestimmt war, die man zu seiner Zeit von der Verbreitung der rezenten Dipteren hatte. Inzwischen sind viele Arten, die mit den Bernsteinfossilien relativ nahe verwandt sind, auch in der paläarktischen Region, vor allem in Ostasien, gefunden worden.

Ein ausgezeichnetes Beispiel dafür, wie sehr unsere Vorstellungen von den Veränderungen, die sich in der Verbreitung von Tiergruppen seit der Bernsteinzeit vollzogen haben, von unserer Kenntnis der rezenten Arten, zugleich aber auch von der richtigen systematischen Einordnung der Fossilien abhängen, bieten die Diopsidae (S. 54):

Die einzige aus dem Bernstein bekannte Art dieser Familie (*Prosphyracephala succini* Loew, siehe S. 63) wurde von LOEW und seither auch von anderen Autoren (darunter von mir selbst, 1941 a, 1942) in die rezente Gattung *Sphyracephala* gestellt. Zur Zeit LOEW's war aus dieser Gattung nur eine rezente Art, *Sphyracephala brevimana* Say, aus Nordamerika bekannt. Seither sind Arten aus der paläarktischen Region (Ostasien, Transkaspien, Nordafrika), aus dem tropischen Afrika und aus Indien bekanntgeworden (Abb. 44). Außerdem haben sich aber auch gute Gründe dafür ergeben, daß die im Bernstein gefundene Art gar nicht in die Gattung *Sphyracephala*, sondern in die Stammgruppe der Diopsinae gehört. Die rezente Gattung *Sphyracephala* ist mit den übrigen rezenten Diopsinae phylogenetisch näher verwandt als mit der Bernsteinform *(Prosphyracephala)*.

Für die Feststellung des Klimas und der allgemeinen Lebensbedingungen im Bernsteinwalde ist es zwar nicht ohne Bedeutung, daß die Diopsidae in der paläarktischen Region heute nur noch mit einigen Arten der Gattung *Sphyracephala*, die mit der Gesamtheit ihrer Merkmale zweifellos der Bernsteinform am ähnlichsten sind, in Ostasien, Transkaspien und Nordafrika verbreitet sind. Man kann aber die voneinander getrennten Areale der rezenten Gattung *Sphyracephala* heute nicht mehr ohne weiteres als das Gebiet ansehen, auf das sich diese Gattung seit der Bernsteinzeit zurückgezogen hat, wie man das wohl früher annahm (siehe die Karte bei HENNIG 1942), und man kann von diesen Teilarealen daher auch nicht mehr ohne weiteres annehmen, daß dort das Klima der Bernsteinzeit erhalten geblieben ist.

Vielleicht in mancher Beziehung noch interessanter sind diejenigen Fälle, in denen nahe Verwandte der Bernsteinformen auch heute in Mittel- oder gar Nordeuropa leben oder zu leben scheinen. Viel beachtet worden ist die Tatsache, daß es im Bernsteinwalde sowohl bei den Pflanzen wie bei den Tieren neben Arten aus tropischen Gruppen auch solche gegeben hat, die noch heute in Mittel- und Nordeuropa Verwandte haben. „Die Deutung für die Erscheinung, daß die Vertreter von zwei verschiedenen Klimagebieten im Bernsteinwald vorkommen, macht große Schwierigkeiten" (WEIDNER 1952). Für die Pflanzen hat aber schon 1943 der Botaniker MEUSEL festgestellt: „Mit größter Wahrscheinlichkeit ist anzunehmen, daß die tertiäre Vegetation unserer Breiten, mag sie aus Elementen mehr tropischen oder gemäßigten Charakters bestanden haben, ausgesprochen ozeanische Züge aufwies ... Mehr oder minder ozeanischen Verbreitungscharakter weisen sowohl die Tertiärrelikte unserer Waldvegetation wie die der Wasser- und Felsflora auf. Da jedoch heute noch in den ozeanischen Bezirken die Bindung vieler Gewächse an bestimmte Breitenzonen weniger ausgesprochen ist als in den Kontinenten, so ist die Begegnung von Cinnamomum und Fagus in manchen Tertiärfloren nicht so überraschend, wie man zunächst glauben möchte" (I, p. 267; Sperrung von mir). Die „Entmischung der tropisch-subtropischen und der gemäßigten Flora" ist nach MEUSEL (I, p. 125) „sicher auf eine Verschlechterung des Klimas im Verlauf des Tertiärs zurückzuführen", die „die heutige Großzonierung mit ihren vielfach scharfen Grenzen schuf" (I, p. 267).

Arten aus Gruppen (Familien oder Kategorien noch minderen Ranges) mit heute ausschließlich tropischer Verbreitung sind bei den Acalyptratae im Bernstein ausgesprochen selten. Hier kann eigentlich nur *Cypselosomatites succini* (S. 38) genannt werden. Die Familie, zu der diese Art gehört, besitzt nur zwei rezente Vertreter im indoaustralischen Inselgebiet (nordwärts bis Formosa, Abb. 13).

Die übrigen im Bernstein gefundenen Acalyptraten gehören sämtlich zu Familien (bzw. sogar Unterfamilien), die auch heute noch in der paläarktischen Region,

meist sogar in Mitteleuropa vertreten sind. Trotzdem kann man sie nicht ohne weiteres als mitteleuropäische Faunenelemente im Bernstein bezeichnen. Es ist interessant, zu sehen, wie sehr auch dabei die Deutung durch die Genauigkeit der Einordnung der Familien in ein phylogenetisches System beeinflußt werden kann.

Electrobata tertiaria (S. 43) z. B. wurde von Loew in die Gattung *Calobata* gestellt. Diese Gattung kommt nur in der paläarktischen und nearktischen Region (einschließlich Mittel- und Nordeuropa) vor. Zur Zeit Loew's aber stellte man zu *Calobata* auch tropische Arten, die heute zu verschiedenen Familien (Calobatidae und Taeniapteridae) gestellt werden. Genauere Untersuchung (siehe S. 40) zeigte, daß die aus dem Bernstein beschriebene Art in eine Gattungsgruppe („Tribus Eurybatini") der Familie Calobatidae gehört, die heute fast ausschließlich in der orientalischen Region (siehe Karte, Abb. 14), also in den Tropen, vorkommt. Mit der holarktischen Gattung *Calobata* ist sie nicht näher verwandt. Diese dürfte erst nach der Bernsteinzeit nach Europa gekommen sein.

Ähnlich zu beurteilen ist *Palaeotanypeza spinosa* (S. 52). Die Familie Megamerinidae, zu der sie gehört, kommt noch heute in Mitteleuropa vor. Aber *Palaeotanypeza* ist mit der rezenten europäischen Gattung *Megamerina* keineswegs näher verwandt; sie gehört vielmehr in die Stammgruppe der Megamerinidae. Diejenigen rezenten Arten, die der Stammgruppe (und der Gattung *Palaeotanypeza*) am ähnlichsten geblieben sind (Gattung *Texara*), leben wie die *Cypselosomatidae* auf den indoaustralischen Inseln.

Phanerochaetum tuxeni (S. 179) aus dem Bernstein ist in mehreren Merkmalen ursprünglicher als alle rezenten Arten der Familie Cryptochetidae, zu der sie gehört. Die Möglichkeit, daß *Phanerochaetum* in die direkte Ahnenreihe der rezenten Arten gehört, läßt sich nicht ausschließen. *Cryptochetum grandicorne* Rond. (verbreitet in Südeuropa und Nordafrika) und *Cryptochetum buccatum* Hendel (gefunden in der Umgebung von Berlin) sind diejenigen rezenten Arten der Familie, deren Verbreitungsgebiet der Bernsteinart am nächsten liegt. Sie sind aber keineswegs die ursprünglichsten rezenten Arten, sondern relativ stark abgeleitet. Die ursprünglichsten rezenten Arten der Cryptochetidae, d. h. diejenigen, die sich in ihren morphologischen Merkmalen am wenigsten weit von *Phanerochaetum* entfernt haben, leben im tropischen Afrika (Abb. 265). Die Cryptochetidae, deren heutiges Verbreitungsgebiet fast noch den Standort des Bernsteinwaldes einschließt, brauchen sich demnach seit der Bernsteinzeit nicht notwendigerweise weniger weit aus Europa zurückgezogen zu haben als etwa die Diopsidae oder die Eurybatini. Sie verdanken ihr heutiges Vorkommen in Europa (mindestens ihr Vorkommen in Mitteleuropa) vielmehr sehr wahrscheinlich einer Neuausweitung ihres Verbreitungsgebietes, das eine Zeitlang vielleicht sogar auf Afrika beschränkt war. Möglicherweise sind alle rezenten Arten der Cryptochetidae gar nicht Nachkommen von *Phanerochaetum*, sondern diejenigen einer Art, die zur Bernsteinzeit (oder selbst vorher) schon in Afrika lebte.

Ähnlich ist es bei den Salticellinae (Fam. Sciomyzidae). *Prosalticella succini* (S. 92) hat ursprünglichere Merkmale als die beiden rezenten Arten dieser Unterfamilie. Die Möglichkeit, daß sie deren Stammart ist, läßt sich nicht ausschließen. Von den beiden rezenten Arten ist die in Süd- und Westeuropa verbreitete *Salticella fasciata* (Abb. 104) keineswegs in allen Merkmalen die ursprünglichste. *S. stuckenbergi* aus Südafrika ist mindestens in der Beborstung der Stirn der Bernsteinart ähnlicher geblieben als die europäische Art *(S. fasciata)*. Auch die Salticellinae müssen also keineswegs seit der Bernsteinzeit in Europa überlebt haben.

Weitere Beispiele dafür, daß Arten aus dem Bernstein zwar zu monophyletischen Gruppen gehören können, die auch heute noch in Europa vorkommen, trotzdem aber keine engeren Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten europäischen Arten haben müssen, liefern *Sepedonites* (S. 102). *Electroclusiodes* (S. 135) und *Protocamilla* (S. 195).

Daß Tiergruppen, die heute wie zur Bernsteinzeit in Nordeuropa (Fennoskandia) vorkommen, dort nicht überlebt haben dürften, ist eigentlich selbstverständlich, denn zwischen damals und heute liegt die Eiszeit. Die vorstehend angeführten Beispiele mahnen aber zur Vorsicht auch bei der Annahme, daß sich einige Gruppen seit der Bernsteinzeit aus Nordeuropa etwa nur bis Südeuropa zurückgezogen haben könnten, weil ihnen dort ununterbrochen dieselben ökologischen (insbesondere klimatischen) Bedingungen geboten waren, unter denen sie vorher im Bernsteinwalde lebten.

Bei den meisten Acalyptratae aus dem Bernstein lassen sich die Verwandtschaftsbeziehungen zu rezenten Artengruppen nicht so genau angeben wie in den angeführten Beispielen. Wollte man nur deshalb, weil sie zu Gruppen gehören, die heute auch oder sogar vorwiegend in Europa vorkommen, annehmen, daß sie — vor allem hinsichtlich ihrer Ansprüche an das Klima — im Bernstein ein anderes Faunenelement repräsentieren als die Arten mit eindeutig subtropischen oder tropischen Verwandtschaftsbeziehungen, so wäre das voreilig.

Von *Suillia major* (Fam. Heleomyzidae, S. 142) aus dem Bernstein z. B. läßt sich zur Zeit nur angeben, daß sie weder ursprünglichere noch abgeleitetere Merkmale besitzt als die vielen rezenten Arten der Gattung *Suillia*. Diese leben heute zahlreich in Europa und anderen Gebieten der paläarktischen

Region, aber auch im tropischen Afrika. Wäre es möglich, die Verwandtschaftsbeziehungen aller dieser Arten zueinander und zu der Bernsteinform genauer anzugeben, dann würde sich möglicherweise zeigen, daß zwischen „*Suillia*" *major* aus dem Bernstein und den heute in Europa verbreiteten Arten dieser Gattung ebensowenig engere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen wie zwischen *Prosalticella* und der rezenten europäischen Art der Gattung *Salticella* oder zwischen *Electrobata* und den rezenten europäischen Arten der Familie Calobatidae. Ähnlich ist es bei *Heteromyza dubia* (S. 145).

Die Möglichkeit, solche Fälle wirklich aufzuklären, hängt ganz von der phylogenetischen Systematik und der Leistungsfähigkeit ihrer Methoden ab. Sie wird aber vielleicht für immer beschränkt bleiben, weil uns auch bei den Bernsteinfossilien doch nur Ausschnitte aus dem gesamten Merkmalsgefüge bekannt sind, die sicherlich nicht immer ausreichen, um die Verwandtschaftsbeziehungen mit der notwendigen Genauigkeit aufzuklären.

Beispielhaft für eine Gruppe, die heute anscheinend tatsächlich nur in nördlichen Gebieten, außerhalb der Tropen und Subtropen, verbreitet ist, könnte die Gattung *Procremifania* sein.

Ihre Zugehörigkeit zu der Unterfamilie Cremifaniinae (Fam. Chamaemyiidae) scheint mir gut begründet (S. 115). Zu dieser Unterfamilie gehören nur zwei rezente Arten, von denen die eine (*Cremifania nigrocellulata* Czerny) in Mitteleuropa, die andere (*Cremifania nearctica* McAlpine) in Nordamerika (New Mexico) verbreitet ist. Nähere Verwandtschaftsbeziehungen der Bernsteinform zu der rezenten mitteleuropäischen Art lassen sich ebensowenig nachweisen wie solche zu der rezenten nearktischen Art. Die eine der beiden rezenten Arten ist erst 1904, die andere 1963 beschrieben worden. Die europäische Art (1904 beschrieben) galt bis in die jüngste Zeit als sehr selten, während sich jetzt herausgestellt hat, daß sie in Mitteleuropa wahrscheinlich überall, wo ihre Wirtstiere vorkommen, weit verbreitet ist. Es ist auch keineswegs ausgeschlossen, daß sich auch noch in anderen tiergeographischen Gebieten rezente Vertreter der Cremifaniinae finden werden. Man wird also nicht einmal *Procremifania* ohne Vorbehalte als holarktisches oder gar europäisches Faunenelement in der Bernsteinfauna bezeichnen dürfen. Ähnlich scheinen die Dinge bei Acartophthalmidae (S. 129), Aulacigastridae (S. 160) und den Diastatidae (S. 191) zu liegen.

Mit diesen Beispielen will ich keineswegs die Vorstellung von einer „im Bernsteinwald festgestellten Mischung von heute gemäßigten, subtropischen und tropischen Pflanzen und Tieren" (Andrée 1951, p. 69) zu entkräften versuchen. Ich möchte lediglich auf die, mindestens bei den Acalyptratae bestehenden, Schwierigkeiten hinweisen, die im Bernstein vorkommenden Arten konkret dem einen oder anderen Faunenelement zuzuordnen.

3. Die phylogenetische Entwicklung der Acalyptratae seit der Bernsteinzeit

a. Geographische Verbreitung

Während die Lebensweise und die ökologischen Ansprüche der Acalyptratae, die wir aus der Bernsteinzeit kennen, nur indirekt aus der Lebensweise ihrer rezenten Verwandten erschlossen werden können, ist ihre geographische Verbreitung (bzw. wenigstens ihr Vorkommen an einer bestimmten Stelle der Erdoberfläche) eine unmittelbar gegebene Beobachtungstatsache. Deshalb ist die Frage nach den eventuellen Veränderungen in der Verbreitung der Acalyptratae hier in enge Verbindung zur Frage nach ihrer phylogenetischen Entwicklung gebracht, obwohl rein logisch natürlich auch die Änderung in der Lebensweise und in den ökologischen Ansprüchen zur phylogenetischen Entwicklung einer Gruppe gehört. Darüber geben uns die Bernsteineinschlüsse aber keine Aufklärung.

Unter den Fragen nach Änderungen in der geographischen Verbreitung einer Tiergruppe im Laufe der Erdgeschichte sind diejenigen nach der Entstehung disjunkter Verbreitungstypen und die Frage nach der Herkunft von Tiergruppen, die heute isoliert auf einem der Südkontinente oder auf verschiedenen Südkontinenten leben, am interessantesten.

Unter den Acalyptratae des Bernsteins gibt es, soweit bis heute bekannt ist, keine Formen, die zu einer heute nur auf einem der Südkontinente oder disjunkt auf verschiedenen Südkontinenten verbreiteten monophyletischen Gruppe gehören. Allerdings muß dazu gesagt werden, daß die Verwandtschaftsbeziehungen einiger Bernsteinfos-

silien (*Protoscinella, Anthoclusia, Meoneurites, Chamaelauxania, Hemilauxania*) bis jetzt nicht genau angegeben werden können. Das liegt zum Teil daran, daß die Familien, zu denen sie gehören, bis jetzt systematisch noch viel zu ungenügend durchgearbeitet sind. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß sich als nächste Verwandte einer dieser Formen eines Tages rezente Gattungen oder Gattungsgruppen der Südkontinente erweisen werden. Besonders wahrscheinlich ist das aber nicht. Man darf im Gegenteil wahrscheinlich feststellen, daß das Fehlen von Arten, deren nächste Verwandte zu den alten Faunenschichten in Neuseeland—Australien bzw. in Südamerika gehören, im Bernstein eher den Erwartungen entspricht, als daß es verwunderlich wäre: Die alten Faunenschichten dieser Randkontinente sind nämlich aller Wahrscheinlichkeit nach lange vor der Bernsteinzeit, an der Grenze zwischen Tertiär und Kreide bzw. schon in der oberen Kreide, dort eingewandert. Es könnten also höchstens überlebende Angehörige der Stammgruppen dieser alten Elemente zur Bernsteinzeit noch auf den Nordkontinenten gelebt haben, wo sie inzwischen ausgestorben wären, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Das ist z. B. bei den Mastotermitidae (Ordnung Isoptera) der Fall, von den Acalyptraten aber bisher, wie gesagt, nicht bekannt.

Die jüngeren Elemente in der Fauna Südamerikas und Australiens aber haben meist nahe Verwandte in den anschließenden Gebieten (orientalische Region oder Nordamerika). In diesem Falle werden daher engere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Bernsteinarten und solchen der Südkontinente nicht in Erscheinung treten. Es ist reizvoll, sich die Lage bei den Sciadoceridae vor Augen zu führen. Diese Familie gehört zwar nicht zu den Acalyptratae. Ihr Vertreter im Bernstein ist aber ursprünglich in einer Familie der Acalyptratae (Agromyzidae) beschrieben worden. Die Sciadoceridae umfassen zwei rezente Arten, von denen die eine in Australien—Neuseeland, die andere in Patagonien—Südchile verbreitet ist. Engere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen zwischen der im Bernstein gefundenen und der südamerikanischen Art (siehe Hennig 1964). Vielleicht deutet das darauf hin, daß diese in Südamerika zu der jungtertiären Einwandererschicht gehört. Nehmen wir aber an, die südamerikanische Art wäre ausgestorben, dann müßten wir den nächsten rezenten Verwandten der Bernsteinart in der australisch-neuseeländischen Art sehen. Diese Beziehung würde aber auf eine Verbindung hinweisen, die viel älter ist als diejenige, die während oder nach der Bernsteinzeit bestanden hat.

b. Merkmalsentwicklung und Artspaltung (Speziation)

Von der Phylogenese einer Tiergruppe zu sprechen, hat nur Sinn, wenn es sich um eine monophyletische Gruppe handelt. Die Stammesgeschichte einer solchen Gruppe beginnt mit der Entstehung ihrer Stammart, und sie endet mit dem Aussterben des letzten körperlichen Nachkommens dieser Stammart. In der zwischen diesen beiden Zeitpunkten ausgespannten Geschichte einer Gruppe ändert sich die Gestalt der Individuen, die zu ihr gehören, und auch die Gliederung der Nachkommen ihrer Stammart in selbständige, gegeneinander isolierte Fortpflanzungsgemeinschaften. Beide Prozesse hängen eng miteinander zusammen, sind aber nicht miteinander identisch. Sie müssen getrennt untersucht werden, wenn wir die Frage nach der Geschichte der Acalyptratae seit der Bernsteinzeit aufwerfen. Wir müssen diese Frage ganz besonders sorgfältig prüfen, um festzustellen, ob die weitverbreitete Vorstellung richtig ist, daß „seit dem Untergang des Bernsteinwaldes bei den Insekten kaum wesentliche Fortschritte in der phylogenetischen Entwicklung erzielt“ worden seien (Weidner 1955) und „daß die Gliederfüßler im Tertiär im wesentlichen bereits den heutigen Entwicklungsstand erreicht hatten, also in einer Zeit, in der die Entwicklung der Säugetiere erst in vollem Gange war“ (Weidner 1952, p. 63).

Es scheint, daß die Antwort auf die Frage, ob diese Vorstellung richtig ist oder nicht, besonders weitgehend von den Grundsätzen abhängt, nach denen die Einordnung der Fossilien in das System der rezenten Organismen erfolgt.

1. Voraussetzungen der Untersuchung: Die Einordnung der Fossilien in das phylogenetische System

Jeder fossile Organismus kann in eine Gruppe des Systems eingeordnet werden, die außer ihm auch mehr oder weniger zahlreiche rezente Arten umfaßt. Diese an sich selbstverständliche Tatsache wird aber problematisch dadurch, daß es verschiedene Möglichkeiten der Systembildung gibt. Von Bedeutung ist zur Zeit vor allem der Gegensatz zwischen dem phylogenetischen und den sogenannten natürlichen Systemen (siehe dazu HENNIG 1965): Im phylogenetischen System sind nur monophyletische Gruppen zugelassen, d. h. Gruppen, von denen angenommen werden darf, daß alle in ihnen zusammengefaßten Arten von einer nur ihnen gemeinsamen Stammart abzuleiten sind. Die sogenannten natürlichen Systeme lassen dagegen neben monophyletischen auch paraphyletische Gruppen zu. Die Grenzen der systematischen Gruppenbildungen bezeichnen hier Stufen der morphologischen Entwicklung („grades"), aber nicht durchweg Abstammungsgemeinschaften. Dazu kommt, daß es keine allgemein anerkannten Maßstäbe für die Bewertung morphologischer Entwicklungsstufen gibt. Man kann daher neben dem phylogenetischen mehrere verschiedene „natürliche" Systeme unterscheiden, von denen keines einen begründeteren Anspruch auf allgemeine Anerkennung machen kann als andere.

Zweifellos ist es nicht dasselbe, ob man einen Fossilfund in das phylogenetische oder in eines der sogenannten natürlichen Systeme einordnet: man kann aus seiner Zugehörigkeit zu einer bestimmten „Gruppe" in dem einen oder anderen Falle nicht dieselben Schlüsse über die Entwicklung von „Tiergruppen" ziehen.

Die sogenannten natürlichen Systeme und das phylogenetische System lassen sich nicht nur von der Zielsetzung, sondern auch von der Methode her unterscheiden (siehe HENNIG 1965). Die natürlichen Systeme arbeiten bei der Einordnung von Organismen mit dem Grade der Ähnlichkeit, das phylogenetische System mit einer Analyse der „Heterobathmie der Merkmale", wobei verschiedene Kategorien (nicht „Grade") von Ähnlichkeiten unterschieden werden. Eine Gegenüberstellung der Methoden wird am besten dazu dienen, die in manchen von den üblichen Vorstellungen abweichenden Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zu verstehen.

Über die Methode, Fossilien in das zunächst nur für die rezenten Organismen aufgestellte System einzuordnen, hat sich kürzlich LEAKEY (1963) geäußert:

"If the mammalian zoologists have reached general agreement in respect of two living, but allied, groups that the overall differences justify generic distinction, then in dealing with fossils that appear to fall within the same family, subfamily or tribe, I will classify as belonging to different genera only those fossils which seem to me to show a comparable degree of difference in those parts which are preserved in the fossils, as are to be seen in the corresponding parts in the living genera." Als Beispiel führt er die Tribus Alcelaphini der Bovidae an, in der man die rezenten Gattungen Damaliscus, Acelaphus und Beatragus unterscheidet. "If I find a fossil skull which is clearly alcelaphine in its overall picture, but which differs from the skull of each and all of the recognized species within each of these three genera as much as the species of one genera differ from the species of another, than I feel justified in setting up a new genus."

Im Grunde genommen auf dasselbe hinaus läuft die Methode, die PETRUNKEWITCH (1963) in seiner Bearbeitung der Bernsteinspinnen verwendet:

"As I have repeatedly pointed out in the past, many fossil spiders possess characters in a combination different from that found in any recent family. In such cases the choise of the family becomes difficult. Either the limits of the chosen family have to be widened to include the new combination of characters, or a new family has to be erected."

Aus diesen Darstellungen geht eindeutig hervor, daß es sich dabei um die Methode der typologischen oder „natürlichen" Systematik handelt. Die Einordnung eines Fossilfundes in eine bestimmte Gattung, Unterfamilie oder Familie besagt nichts weiter, als daß er auf der gleichen morphologischen Entwicklungsstufe steht, wie die in der gleichen Gruppe vereinigten rezenten Arten, mit denen er aber nicht notwendigerweise näher verwandt sein muß als mit anderen rezenten Arten, die in eine andere Gattung, Unterfamilie oder Familie gestellt werden.

Beispiele für die Fehlschlüsse, die sich aus diesem Klassifikationsprinzip bei Aussagen über die phylogenetische Entwicklung von Tiergruppen seit der Bernsteinzeit ergeben können und zweifellos auch ergeben haben, sind in den folgenden Abschnitten angeführt.

Im Gegensatz dazu geschieht in der vorliegenden Arbeit die Zuordnung der im Bernstein nachgewiesenen Arten nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik. Dabei ist zunächst die Einteilung der rezenten Acalyptratae in Familien übernommen worden unter der (in jedem Falle geprüften) Voraussetzung, daß es sich dabei um monophyletische Gruppen handelt. Wenn die Untersuchung der Merkmale zu dem Ergebnis führte, daß eine im Bernstein gefundene Art mit den rezenten Arten einer Familie A näher verwandt ist als mit irgendeiner anderen Familie, dann war sie in diese Familie A einzuordnen ohne Rücksicht auf den Grad der zwischen ihr und den rezenten Arten bestehenden morphologischen Unterschiede. Als Vertreter einer neuen, in der Gegenwart nicht nachgewiesenen Familie wäre sie, wiederum unabhängig vom Grade der morphologischen Unterschiede, nur dann anzusehen gewesen, wenn sich herausgestellt hätte, daß sie mit keiner rezenten Familie näher verwandt ist als mit anderen. Dieser Fall ist bei den Acalyptraten nicht mit Sicherheit verwirklicht (siehe dazu aber unter Anthomyzidae, S. 165—167).

Die Begründung unseres Vorgehens ergibt sich aus der Theorie der phylogenetischen Systematik: Die Forderung, im System nur monophyletische Gruppen anzuerkennen, führt ganz zwangsläufig dazu, daß man Schwestergruppen, die zusammen eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden, denselben Rang zusprechen muß. Wenn ich mich z. B. dafür entscheide, die Gruppe der Agromyzidae als Familie anzusehen, so folgt daraus, daß die Gruppe, die ich für die Schwestergruppe der Agromyzidae halte, ebenfalls als Familie (z. B. Odiniidae) bezeichnet werden muß. Beide zusammen bilden etwa die Überfamilie Agromyzoidea. Damit ist aber zugleich die Umgrenzung der beiden Familien gegeben: Die Geschichte der Agromyzidae und der Odiniidae beginnt mit der Aufspaltung der gemeinsamen Stammart in Tochterarten, von denen entweder nur die rezenten Agromyzidae (und eventuell viele ausgestorbene Arten) oder nur die rezenten Odiniidae (und eventuell viele ausgestorbene Arten) abstammen. Die Beziehung zu einer dieser beiden Tochterarten, die Stammarten entweder der Odiniidae oder der Agromyzidae geworden sind, ist dann auch entscheidend dafür, ob fossile Arten zu den Agromyzidae oder zu den Odiniidae oder zu keiner dieser beiden Familien gehören, und zwar ohne Rücksicht darauf, ob sie eine von den rezenten Vertretern dieser Familie abweichende Kombination von Merkmalen besitzen oder nicht.

Eine Frage für sich ist es, ob wir berechtigt sind, z. B. die beiden Gruppen Odiniidae und Agromyzidae als Familien einer Überfamilie anzusehen oder ob wir sie nicht besser nur als Unterfamilien einer Familie einstufen sollten. Für die Entscheidung dieser Frage des absoluten Ranges sind andere Überlegungen maßgebend (siehe S. 29—35).

Die Tatsache, daß in der vorliegenden Arbeit alle Bernsteinfossilien in rezente Familien eingeordnet wurden, ist also eine Folge des Klassifikationsprinzips (siehe S. 14). Andere Autoren (z. B. Petrunkewitch, siehe S. 14) hätten auf Grund ihres typologischen Klassifikationsprinzips sicherlich für die eine oder andere Art eine neue Familie errichtet.

Andererseits ist keine der in der vorliegenden Arbeit aus dem Bernstein beschriebenen Arten in eine rezente Gattung gestellt worden (mit Ausnahme der problematischen *Heteromyza dubia* und *Suillia major*). Weidner (1952) hatte dagegen für die Bernsteininsekten allgemein festgestellt: „die Zahl der jetzt ausgestorbenen Gattungen ist gering". Sicherlich bedeutet das nicht, daß die Acalyptratae sich phylogenetisch seit der Bernsteinzeit ganz anders entwickelt haben als die übrigen Insekten. Daß die Acalyptratae aus dem Bernstein nicht in rezente Gattungen gestellt wurden, ist ein Ausdruck der Erkenntnis, daß keine dieser Arten phylogenetisch mit einer rezenten Gattung näher verwandt ist als mit anderen. Vielmehr dürften sich aus jeder

von ihnen oder aus mit ihnen nahe verwandten Arten der Bernsteinzeit mehrere rezente Gattungen entwickelt haben. WEIDNER's Aussage dagegen bedeutet nur, daß fast alle Insektenarten der Bernsteinzeit gewissen rezenten Arten oder Artengruppen ähnlich sind.

Wie sich das Klassifikationsprinzip der phylogenetischen Systematik auf unsere Vorstellungen von der phylogenetischen Entwicklung der Acalyptratae seit der Bernsteinzeit im Vergleich etwa zu derjenigen der Säugetiere auswirkt, soll in den folgenden Abschnitten gezeigt werden.

2. Gestaltänderung: Ausmaß der Merkmals-Transformationen

„Die bisher vorliegenden Tatsachen berechtigen nicht zu der Annahme, daß zu der Bernsteinzeit Formen existiert haben, welche von den jetzt lebenden in der Bildung wesentlicher Organe auffallend verschieden gewesen seien" (LOEW 1861).

Bei den Insekten sind „seit dem Untergang des Bernsteinwaldes kaum wesentliche Fortschritte in der phylogenetischen Entwicklung erzielt worden" (WEIDNER 1952, p. 69).

Diese beiden Aussagen, die auf den ersten Blick nur geringfügig verschiedene Formulierungen übereinstimmender Ergebnisse zu sein scheinen, enthalten doch in ihrer Verschiedenheit meiner Ansicht nach den Schlüssel für die Beurteilung der verbreiteten Vorstellung, daß „die Gliederfüßler im Tertiär im wesentlichen bereits den heutigen Entwicklungszustand erreicht hatten", zu „einer Zeit, in der die Entwicklung der Säugetiere erst im vollen Gange war" (WEIDNER 1952, p. 63).

Als Ausgangspunkt für unsere Überlegungen eignen sich besonders die Diopsidae (Stielaugenfliegen, S. 54).

Aus dieser Familie ist schon von LOEW eine Art unter dem Namen *Sphyracephala succini* aus dem Baltischen Bernstein beschrieben worden. Diese Art hat zweifellos die größte Ähnlichkeit („overall similarity") mit den Arten der rezenten Gattung *Sphyracephala*. Ihre Unterschiede sind nicht größer als die, in denen sich die rezenten *Sphyracephala*-Arten voneinander unterscheiden (HENNIG 1941 a). Infolgedessen ist sie auch bisher stets (auch von mir selbst 1941 a und 1942) in diese Gattung eingeordnet worden. Das ist aber die Methode der typologischen Systematik (entsprechend LEAKEY 1963, siehe oben). Genauere Untersuchungen mit der Methode der phylogenetischen Systematik haben aber gezeigt, daß die Art *succini* mit den rezenten Arten der Gattung *Sphyracephala* nicht näher verwandt ist als mit den anderen rezenten Arten der Unterfamilie Diopsinae, zu der die Gattung *Sphyracephala* gehört. Infolgedessen kann *succini* im phylogenetischen System wohl in die Unterfamilie Diopsinae, aber in keine rezente Teilgruppe (Gattung oder Gattungsgruppe) dieser Unterfamilie eingeordnet werden.

Außer den Diopsinae gibt es bei den Diopsidae noch die Unterfamilie Centrioncinae, zu der nur eine rezente Art (*Centrioncus prodiopsis* Speiser) gehört. Zwischen diesen beiden Unterfamilien besteht ein Schwestergruppenverhältnis, das bereits vor der Bernsteinzeit (genauer: vor der Zeit, in der *Prosphyracephala succini* gelebt hat) entstanden sein muß. Obwohl die Centrioncinae aus dem Bernstein nicht bekannt sind, muß als sicher gelten, daß es damals neben *Prosphyracephala succini* (aber natürlich nicht notwendigerweise im Bernsteinwalde) auch eine Art gegeben hat, als deren Nachkommen nur die rezenten Centrioncinae (soweit bekannt, nur eine Art) zu gelten haben. Dagegen läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob es zur Bernsteinzeit eine oder mehrere Arten gegeben hat, von denen die rezenten Diopsinae abstammen. *Prosphyracephala succini* kann selbst nicht die Stammart der rezenten Diopsinae gewesen sein (siehe S. 57). Ob es neben ihr aber nur e i n e Stammart für alle rezenten Diopsinae oder etwa schon voneinander getrennte Stammarten der rezenten Tribus Sphyracephalini und Diopsini gegeben hat, läßt sich nicht entscheiden. Da wir aber nur mit den uns bekannten Tatsachen rechnen können, müssen wir es als durchaus wahrscheinlich (siehe dazu unten) ansehen,

daß es zur Bernsteinzeit nur eine Art gegeben hat, von der alle rezenten Diopsinae abstammen, und die der uns aus dem Bernstein bekannten *Prosphyracephala succini* sehr ähnlich gewesen sein muß.

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit den oben angeführten Aussagen über das Ausmaß der morphologischen Veränderungen, die bei Insekten, etwa im Vergleich zu den Säugetieren, seit der Bernsteinzeit stattgefunden haben, dann können wir Loew durchaus zustimmen; denn auch bei den Diopsinae haben offenbar zur Bernsteinzeit keine Formen existiert, die von gewissen lebenden auffallend verschieden waren. „Wenn man die Bernsteinarthropoden betrachtet, so ist man überrascht, daß sie sich kaum von rezenten unterscheiden, viele lassen sich ohne weiteres in die rezenten Gattungen einordnen ..." (Weidner 1952, p. 63). Auch das ist in gewissem Sinne richtig: Der Unterschied zwischen *Prosphyracephala succini* — dasselbe würde für die tatsächliche Stammart der Diopsinae gelten — und den rezenten Arten der Gattung *Sphyracephala* ist so gering, daß man diese Art bei Verwendung der von Leakey (1963, siehe oben) empfohlenen typologischen Methode in die rezente Gattung *Sphyracephala* einordnen kann, so wie das ja auch bisher (auch von mir 1941 a, 1942) geschehen ist.

Wollte man daraus aber folgern, daß in der phylogenetischen Entwicklung der Diopsidae „seit dem Untergang des Bernsteinwaldes nur geringfügige Fortschritte" erzielt worden seien, so wäre das nur die halbe Wahrheit. Wenn wir (siehe oben) in der Bernsteinzeit die Existenz der Stammart der Diopsinae annehmen, die der *Prosphyracephala succini* sehr ähnlich gewesen sein muß, dann sind aus dieser ja nicht nur die kaum von ihr abweichenden Arten der rezenten Gattung *Sphyracephala*, sondern auch die übrigen Gattungen der Diopsinae mit ihren zum Teil extrem verlängerten Augenstielen, ihrem abweichenden Flügelgeäder, den zum Teil extrem verlängerten Borstensockeln des Scutellums, dem keulenförmigen Abdomen, der abweichenden Beborstung und anderen abgeleiteten Merkmalen hervorgegangen! Inwieweit sich auch die Morphologie und Lebensweise der Larven verändert hat, ist leider unbekannt.

Man muß also, um das Ausmaß und die Geschwindigkeit, mit der sich die morphologischen Merkmale der Insekten seit der Bernsteinzeit verändert haben, feststellen, die Bernsteinformen mit a l l e n ihren rezenten Verwandten, und nicht nur mit denjenigen vergleichen, die ihnen am ähnlichsten geblieben sind. Die Voraussetzung dazu liefert die Klassifizierung der Familien nach den Grundsätzen und mit den Methoden der phylogenetischen Systematik. Die typologische Klassifizierung liefert dagegen selbst für die Veränderung der morphologischen Merkmale, die sie doch in den Mittelpunkt ihres Interesses stellt, nur die halbe Wahrheit.

Von diesen Überlegungen her fällt vielleicht auch Licht auf die Bedeutung des Unterschiedes, der nach verbreiteten Vorstellungen (siehe oben) zwischen der phylogenetischen Entwicklung der Insekten und derjenigen der Säugetiere seit der Bernsteinzeit bestehen soll. Nehmen wir an (Abb. 1) eine Art (1) habe sich seit der Bernsteinzeit wiederholt in Tochter- und Enkelarten aufgespalten. Dabei pflegen sich nach allgemeiner Erfahrung die Tochterarten verschieden stark von ihrer Stammart zu unterscheiden („Deviationsregel": Hennig 1950). Darauf beruht die bekannte Tatsache, daß wir innerhalb einer monophyletischen Gruppe zur gleichen Zeit nebeneinander Arten mit Merkmalen finden, die wir in der Ahnenreihe der abgeleiteteren Arten nur zu verschiedenen Zeiten nacheinander feststellen können. Wir können nun annehmen, daß in einigen Fällen (Abb. 1, Teilfig. A) alle oder fast alle Arten, die bei aufeinanderfolgenden Artspaltungsprozessen entstanden sind, bis zur Gegenwart erhalten blieben. Unter den rezenten Arten würde dann (2) die praktisch unveränderten Nachkommen der Bernsteinart (1) umfassen. Die rezente Art (4) enthielte die praktisch unveränderten Nachkommen der beim 1. Artspaltungsprozeß aus 1 (neben 2) entstandenen Tochterart (3) und so fort. Die Methode der typologischen Systematik würde aber die rezenten Arten nach dem Grade ihrer morphologischen Übereinstimmung vielleicht in 2 Gattungen zusammenfassen. Nach derselben Methode behandelt, würden die fossilen Arten in eine

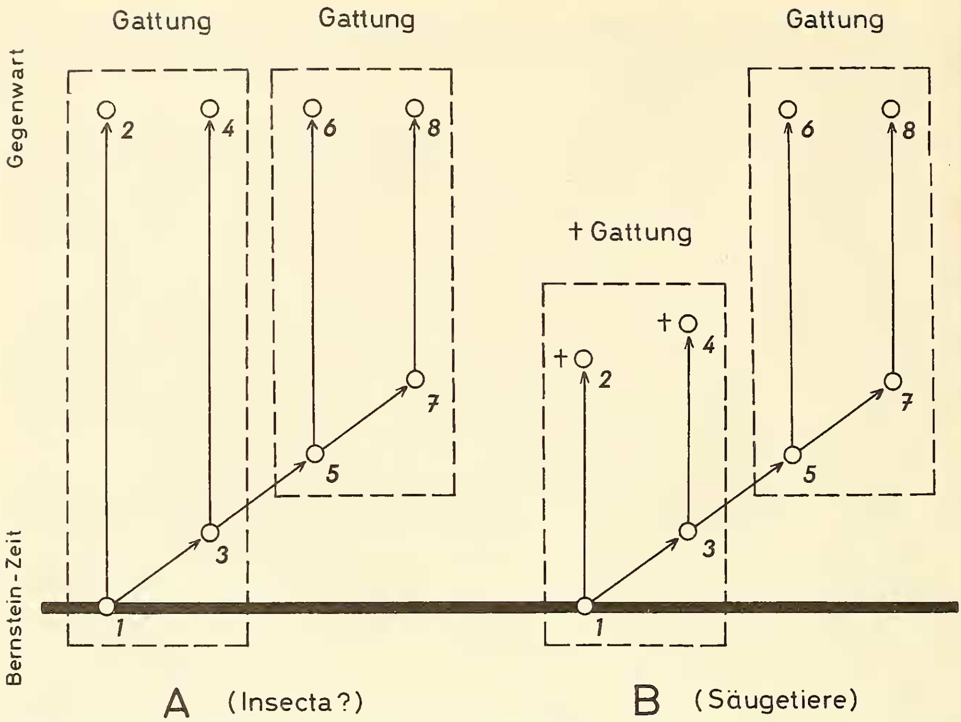


Abb. 1. Schema zur Erläuterung des scheinbar verschiedenen Ausmaßes morphologischer Veränderungen im Laufe der Phylogenese bei Tiergruppen mit verschieden starker Ausmerzung ursprünglicher Arten (siehe dazu den Text S. 17—19).

dieser Gattungen gestellt werden. Daraus könnte dann der Schluß abgeleitet werden, daß hier in der morphologischen Entwicklung seit der Bernsteinzeit keine wesentlichen Fortschritte erzielt worden seien. Die Tatsache, daß auch die abgeleitete Gattung (rezente Arten 6 und 8) zur gleichen monophyletischen Gruppe gehört und aus der gleichen Bernsteinart wie die relativ ursprüngliche Gattung (rezente Arten 2 und 4) hervorgangen ist, läßt sich aus dem typologischen System nicht feststellen. Sie kann nur aus dem Stammbaum bzw. aus dem phylogenetischen System erkannt werden.

In anderen Fällen (Abb. 1, Teilfig. B) könnten von den bei der fortschreitenden Aufspaltung einer Art (1) der Bernsteinzeit entstandenen Tochterarten jeweils diejenigen ausgestorben sein, die der Stammart am ähnlichsten geblieben waren. Bei Anwendung der gleichen typologischen Klassifizierungsmethode würde sich dann ergeben, daß die rezenten Arten durchweg zu anderen Gattungen gehören als die fossilen, insbesondere diejenigen der Bernsteinzeit.

Man könnte schwerlich behaupten, daß die phylogenetische Entwicklung der Merkmale seit der Bernsteinzeit bei diesen beiden Gruppen (Abb. 1, Teilfig. A und B) verschieden schnell abgelaufen sei oder verschiedene Ausmaße erreicht hätte. Der Unterschied besteht lediglich in der verschieden starken Ausmerzung der seit der Bernsteinzeit entstandenen Arten.

Wir stellen die Arbeitshypothese auf, daß die beiden geschilderten Möglichkeiten dem entsprechen, was bei den Insekten (Abb. 1, Teilfig. A) und bei den Säugetieren (Abb. 1, Teilfig. B) seit der Bernsteinzeit geschehen ist, und daß es dieser Unterschied ist, der zu der (wie wir nun sehen, schiefen) Vorstellung von der Verschiedenheit des Ausmaßes der phylogenetischen Merkmalsentwicklung bei diesen beiden Tiergruppen geführt hat.

Die Prüfung dieser Arbeitshypothese ist eine der wichtigsten und reizvollsten Zukunftsaufgaben der Bernsteinforschung. Dazu hätten wir, was die Acalyptratae anbetrifft, verschiedene Teilfragen zu lösen, wobei die Aufgabe darin bestünde, festzustellen, inwieweit das für die Diopsidae entworfene Bild auch für andere Familien zutrifft.

Leider ist das nur mit Einschränkungen möglich. Mit Recht hebt Campbell (1963) hervor, daß bei der Messung von Evolutionsgeschwindigkeiten "it is necessary to be quite clear that the two samples between which the rate is calculated are assumed to be phylogenetically related (i. e., as ancestor-descendant)".

Bei den Bernsteininsekten wird es niemals möglich sein, zu entscheiden, ob sie in die wirkliche Ahnenreihe der rezenten Arten derjenigen monophyletischen Gruppe, zu der sie gehören, zu stellen sind.

Bei einigen der in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Acalyptraten aus dem Bernstein (*Prosphyracephala succini:* Diopsidae; *Electrobata tertiaria* und *myrmecia:* Calobatidae; *Sepedonites baltica:* Sciomyzidae) können wir diese Möglichkeit mit Sicherheit ausschließen, weil sie abgeleitete Merkmale besitzen, die bei ihren nächsten rezenten Verwandten nicht vorhanden sind. Diese Bernsteinarten sind sicher im echten Sinne ausgestorben, ohne Nachkommen zu hinterlassen.

Bei anderen Arten (*Cypselosomatites, Prosalticella, Protorygma, Electrochyliza, Acartophthalmites, Phanerochaetum, Protanthomyza, Procamilla, Electrophortica* u. a.) gilt das nicht. Obwohl es heute auch keine Arten mit den Merkmalen dieser Bernsteinarten mehr gibt, läßt sich die Möglichkeit nicht ausschließen, daß diese nicht „ausgestorben" sind, sondern in den rezenten Arten der Gruppe, zu der sie in der vorliegenden Arbeit gestellt werden, mit veränderten Merkmalen weiterleben. Beweisen läßt sich das aber natürlich in keinem Falle.

Wir können nur angeben, daß sie zur „Stamm g r u p p e" einer monophyletischen Gruppe gehören, ohne entscheiden zu können, ob sie zur tatsächlichen „Stamm a r t" gehören oder nicht.

Die Einführung des Begriffes der „S t a m m g r u p p e" in die phylogenetische Systematik ist ein Kompromiß, der der Tatsache Rechnung trägt, daß es zur „Tragödie der Paläontologie" (Leakey) gehört, daß ihr auch im günstigsten Falle nur Ausschnitte aus dem gesamten Merkmalsgefüge (zu dem u. a. ja auch Verhaltensweisen gehören!) der Arten gegeben sind. Zur „Stammgruppe" einer monophyletischen Einheit (siehe dazu Abb. 2) gehören alle diejenigen fossilen Arten, die in der Zeit zwischen der Entstehung dieser Gruppe (d. h. der Trennung von ihrer Schwestergruppe) und der Aufspaltung der letzten gemeinsamen Stammart aller ihrer rezenten Arten entstanden sind. Dabei ist es gleichgültig, ob sie als „Nebenäste" des Stammbaumes ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen, oder ob sie in die direkte Ahnenreihe der rezenten Arten gehören. Nach dieser Definition sind uns aus der geologischen Vergangenheit (z. B. aus der Bernsteinzeit) s t e t s nur Vertreter der Stammgruppe monophyletischer Einheiten der rezenten Fauna gegeben. Wenn wir den Rang einer solchen zunächst als gegeben annehmen, dann können wir also nur fragen, ob eine uns vorliegende fossile Art in die Stammgruppe einer Familie, einer Unterfamilie, einer Gattung oder einer Einheit anderen Ranges gehört.

Mit dem Nachweis der Stammgruppe einer monophyletischen Einheit etwa im Bernstein ist uns ihr Mindestalter (der terminus post quem non ihrer Entstehung, d. h. ihrer Abspaltung von der Schwestergruppe) gegeben. Damit ist aber nicht gesagt, daß sie nicht zu dieser Zeit schon in mehrere Teilgruppen aufgespalten sein konnte. Wie aus Abb. 2 hervorgeht, können zu jeder beliebigen Zeit (t_x) Angehörige etwa der Stammgruppe einer Familie (A) neben den Stammgruppen ihrer Untereinheiten (z. B. Unterfamilie A1 und A2) gelebt haben.

Als Beispiel unter den Acalyptraten kann vielleicht *Protosuillia media* (Meunier) genannt werden (S. 144), die noch 2 Paar Frontorbitalborsten besitzt und daher wohl in die Stammgruppe der Suilliinae gehört. Neben ihr ist aber auch *„Suillia" major* Meunier aus dem Bernstein bekannt, bei der wie bei allen rezenten Suilliinae nur 1 Paar Frontorbitalborsten vorhanden ist. *„Heteromyza" dubia* Meunier könnte, nach ihren ursprünglichen Merkmalen zu urteilen, recht gut in die Stammgruppe der Helcomyzidae gehören. Wäre nur diese Art aus dem Bernstein bekannt, so hätten wir leicht annehmen können,

die Heleomyzidae seien zur Bernsteinzeit noch nicht in Teilgruppen aufgespalten gewesen. Tatsächlich sind aber aus dem Bernstein auch Vertreter relativ abgeleiteter Teilgruppen der Heleomyzidae (z. B. der Suilliinae) bekannt.

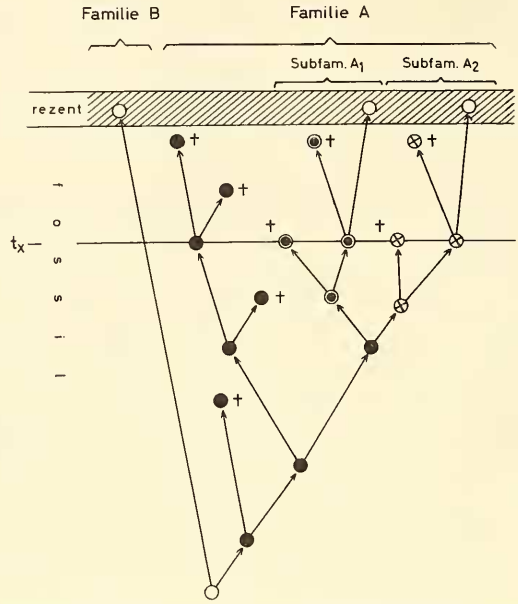


Abb. 2. Schema zur Erläuterung des Begriffes „Stammgruppe" (siehe dazu den Text S. 19). Schwarze Kreise: Arten aus der Stammgruppe der Familie A. Schwarze Kreise mit Ring: Arten aus der Stammgruppe der Subfamilie A_1. Weiße Kreise mit Kreuz: Arten aus der Stammgruppe der Subfamilie A_2. t_x bezeichnet einen willkürlich gewählten Zeitpunkt, an dem Arten aus diesen 3 Stammgruppen verschiedenen Ranges nebeneinander vorkommen.

Damit sind die Grenzen der Genauigkeit bestimmt, mit der wir aus dem Vergleich fossiler Arten mit ihren rezenten Verwandten Aussagen über die phylogenetische Entwicklung einer Tiergruppe in einem bestimmten Zeitabschnitt machen können. Diese Grenzen sind erstens dadurch gegeben, daß nur das Mindestalter, nicht aber das tatsächliche Alter einer Tiergruppe durch Fossilfunde bestimmt werden kann, zweitens aber auch dadurch, daß selbst das Alter dieser Funde oft nicht sehr genau bekannt ist.

Andrée (1951) berichtet, daß Bernstein nicht nur in oligocänen, sondern auch in obereocänen Schichten (Spondylus-Tone von Kiew, graue Letten des Samlandes) gefunden worden ist. Das bedeutet, daß der Bernsteinwald vom oberen Eocän bis zum unteren Oligocän — Andrée vermutet, vielleicht nicht weniger als 15 Millionen Jahre hindurch — bestanden haben kann.

Damit wird die Frage wichtig, inwieweit die uns im Bernstein überlieferten Arten wirklich „gleichzeitig" gelebt haben. Schon Loew (1861) hat sich diese Frage, deren Untersuchung auch Weidner (1952) für wichtig erklärt, vorgelegt. Er berichtet, daß er einzelne Bernsteinstücke kannte, die 12 bis 15 verschiedene Dipterenarten enthielten, und er schließt aus seinen Untersuchungen, daß die aus dem Bernstein bekannten Dipteren wirklich e i n e Territorialfauna gebildet haben. Aber Loew führte seine Untersuchungen vor dem Durchbruch der Deszendenztheorie durch, und wenn man bedenkt, wie schwierig es sein kann, die Verschiedenheit von einander sehr ähnlichen Arten selbst der rezenten Fauna aufzudecken, dann wird man seine, im übrigen nur beiläufig geäußerten, Ergebnisse nicht für sehr zuverlässig halten können.

Tatsächlich gibt es im Bernstein Individuen, die wir, obwohl sie etwas voneinander verschieden sind, vorläufig zur gleichen Art stellen, weil wir nicht entscheiden können, ob ihre Verschiedenheit Ausdruck der individuellen Variabilität, eines Sexualdimorphismus oder Artunterschiede sind (siehe z. B. *Electrobata tertiaria*, S. 43, *Electroclusiodes meunieri*, S. 138, *Acartophthalmites tertiaria*, S. 132). Man wird aber auch die Möglichkeit in Betracht ziehen müssen, daß sie Transformationsstufen einer Art sind, d. h. zu Populationen ein und derselben biologischen Art gehören, die um Millionen Jahre voneinander getrennt im Bernsteinwalde gelebt haben. Die Durchführung wirklich sorgfältiger Gleichzeitigkeitsuntersuchungen wird aber überaus mühevoll und zeitraubend sein und nur in seltenen, von besonderen Glücksumständen begünstigten Fällen zu wirklich schlüssigen Ergebnissen führen können.

Sehen wir davon ab, eventuelle Evolutionsfortschritte während der trotz allem doch wohl verhältnismäßig kurzen Bernsteinzeit zu verfolgen, und begnügen wir uns mit der Feststellung des Mindestalters rezenter monophyletischer Gruppen, dann kann uns immerhin der Vergleich möglichst vieler solcher Gruppen eine gewisse Sicherheit geben.

Wenn wir z. B. feststellen sollten, daß arten- und formenreiche rezente monophyletische Gruppen im Bernstein stets nur durch ihre Stammgruppe, nicht aber durch die Stammgruppen ihrer rezenten Untereinheiten vertreten sind, dann dürfte es ziemlich wahrscheinlich sein, daß diese Untereinheiten wenigstens in den meisten Fällen erst nach der Bernsteinzeit entstanden sind. Andernfalls müßten wir annehmen, daß Urfennoskandia (der Standort des Bernsteinwaldes) zur Bernsteinzeit dieselbe Rolle gespielt hat, wie etwa Neuseeland heute, nämlich als Asyl für überlebende ursprünglichste Arten der verschiedensten Tiergruppen gedient hätte, die in anderen Gebieten schon viel reicher entfaltet und dort auch schon in die noch heute existierenden Teilgruppen aufgespalten waren. Für eine solche Annahme gibt es keine Anhaltspunkte.

Nach der kritischen Würdigung aller Unsicherheitsfaktoren hätten wir jetzt zu untersuchen, inwieweit die übrigen Acalyptraten-Familien dem Bilde entsprechen, das oben für die Diopsidae entworfen wurde.

Die Cypselosomatidae, Megamerinidae, Dryomyzidae, Psilidae, Odiniidae, Cryptochetidae, Anthomyzidae, Chyromyidae, Aulacigastridae, Carnidae, Diastatidae und Camillidae sind artenarme Familien. Der morphologische Abstand zwischen den im Bernstein gefundenen und sämtlichen rezenten Arten ist gering. Immerhin ist auch in einigen dieser Familien die Übereinstimmung der fossilen Arten mit bestimmten rezenten Arten größer als mit anderen, so daß man die fossilen, der Stammgruppe der Gesamtfamilie angehörenden Arten mit der typologischen Methode sicherlich in bestimmte rezente Gattungen stellen und ihre gleichgroße genealogische Verwandtschaft mit den abgeleiteten Gattungen verschleiern würde. Für die Psilidae und Cryptochetidae ist das im speziellen Teil genauer ausgeführt.

Bei den gleichfalls nicht besonders arten- und formenreichen Calobatidae und Clusiidae, die im Bernstein ebenfalls durch recht plesiomorphe Formen vertreten sind, ist die Beziehung dieser fossilen zu den rezenten Arten nicht hinreichend deutlich, als daß man hier Schlüsse auf das Ausmaß der morphologischen Entwicklung seit der Bernsteinzeit ziehen könnte.

Bei den rezenten Sepsidae besteht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen der Gattung *Orygma* (1 Art), die an das Lückensystem im Strandanwurf angepaßt ist, einerseits, und allen übrigen Sepsidae andererseits. Die morphologischen Unterschiede zwischen diesen beiden Schwestergruppen sind immerhin so groß, daß die Zugehörigkeit der Gattung *Orygma* zu den Sepsidae erst in neuester Zeit erkannt worden ist. Im Bernstein ist eine Art aus der Stammgruppe der Sepsidae gefunden worden. Unter dem Vorbehalt, daß der Nachweis einer Stammgruppe kein sicherer Beweis dafür ist, daß zur gleichen Zeit nur sie, nicht aber auch schon die Teilgruppen einer Familie gelebt haben können (siehe oben und S. 19), darf man vermuten, daß der Merkmalswandel, der seit der Bernsteinzeit bei den Sepsidae stattgefunden und einerseits zu der Gattung *Orygma*, andererseits zu den übrigen rezenten Sepsidae geführt hat, recht erheblich gewesen sein dürfte.

Von den Chamaemyiidae ist aus dem Bernstein eine Art bekannt, die zu der einen von 2 Unterfamilien, Cremifaniinae, gehören dürfte, und die sich von den beiden rezenten Arten dieser Unterfamilie nur geringfügig unterscheidet. Aber man muß auf Grund des bestehenden Schwestergruppenverhältnisses annehmen, daß auch die andere Unterfamilie, Chamaemyiinae, zur Bernsteinzeit bereits existiert hat, und daß ihre damaligen Vertreter nicht wesentlich von den Cremifaniinae verschieden waren. Die Tatsache, daß man bei den Chamaemyiinae heute mehrere Gattungen unterscheidet, die man in 2 verschiedenen Tribus zusammenfaßt, könnte für ein nicht unerhebliches Ausmaß in der Merkmalsentwicklung sprechen.

Familien mit Artenzahlen von mittlerer Größenordnung sind die Sciomyzidae und Heleomyzidae. Die Sciomyzidae sind im speziellen Teil ausführlich besprochen.

In dieser Familie stehen neben den Sciomyzinae, in denen die Hauptmasse der Gattungen und Arten vereinigt ist, die sehr artenarmen und ursprünglichen „Unterfamilien“ Huttonininae, Helosciomyzinae, Pelidnopterinae und Salticellinae. Die auf Australien und Neuseeland beschränkten Huttonininae und Helosciomyzinae sind, entsprechend dem, was wir erwarten durften (siehe den Abschnitt über geographische Verbreitung, S. 13), im Bernstein nicht nachgewiesen. Bezeichnenderweise aber sind die Pelidnopterinae (3 rezente Arten) und Salticellinae (2 rezente Arten) trotz ihrer heutigen Artenarmut im Bernstein vertreten. Im starken Gegensatz dazu sind die heute dominierenden, arten- und formenreichen Sciomyzinae im Bernstein nur durch 3 Arten vertreten, die den ursprünglichsten unter den rezenten Arten ähnlich sind.

In Übereinstimmung mit dem Bilde, das wir bei den Diopsidae gewonnen hatten, und dem auch mehrere der kleinen Familien entsprachen, können wir also bei den Sciomyzidae sagen, daß einige der rezenten Arten sich von ihren Verwandten aus der Bernsteinzeit morphologisch nur wenig entfernt haben, daß aber wahrscheinlich andere (die stark abgeleiteten rezenten Sciomyzinae) in der gleichen Zeit eine erhebliche Merkmalsentwicklung durchgemacht haben.

Bei den Heleomyzidae ist die Unterfamilie Suilliinae im Bernstein durch Arten vertreten, die sich kaum von den rezenten unterscheiden. Dazu muß aber gesagt werden, daß auch die rezenten Arten nur wenig voneinander verschieden sind. Die andere Unterfamilie, Heleomyzinae, ist im Bernstein, wenn wir von der etwas problematischen *Electroleria* absehen, die wahrscheinlich keine nahen Verwandten unter den heutigen Heleomyzidae hat, nur durch 2 relativ ursprüngliche Arten vertreten, von denen sich die eine kaum von bestimmten ursprünglichen rezenten Arten unterscheidet. Sie könnte, da die Übereinstimmung auf Symplesiomorphie beruht, aber recht gut in die Stammgruppe aller rezenten Heleomyzinae gehören. Leider sind diese aber so schlecht durchgearbeitet, daß wir wenig über die Verwandtschaftsbeziehungen der heute unterschiedenen Gattungen wissen.

Besonders interessant wäre es, die Verhältnisse bei den arten- und formenreichsten Acalyptraten-Familien, soweit sie aus dem Bernstein bekannt sind, mit diesem Bilde zu vergleichen. Leider sind die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse bei den rezenten Lauxaniidae und Chloropidae so wenig geklärt, daß es nicht möglich ist, die Bedeutung der im Bernstein nachgewiesenen Arten mit Sicherheit zu beurteilen. Alles, was wir sagen können, ist, daß die im Bernstein nachgewiesenen Arten eher mit den ursprünglichsten als mit den abgeleitetsten Arten dieser Familien übereinstimmen.

So bleiben nur die Drosophiloidea. Zu dieser Überfamilie gehören neben anderen 2 sehr arten- und formenreiche Familien, die Ephydridae und die Drosophilidae. Mit den Ephydridae sind 2 kleine Familien, die Diastatidae und die Camillidae, am nächsten verwandt. Bezeichnenderweise sind aus dem Bernstein nur diese beiden relativ ursprünglichen, artenarmen Familien, nicht aber die heute allgegenwärtigen Ephydridae bekannt. Es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß es zur Bernsteinzeit auch die Ephydridae bereits gegeben hat. Sie dürften damals aber wohl nur mit relativ ursprünglichen Formen vertreten und weit weniger entfaltet gewesen sein als heute. Dem entspricht etwa das, was wir über die Drosophilidae, die andere große Familie der Drosophiloidea, wissen. Mit ihnen ist die kleine Familie Curtonotidae nahe verwandt. Sie ist im Bernstein nicht nachgewiesen. Die Drosophilidae aber sind aus dem Bernstein bekannt mit einer Art, für die es schwer oder unmöglich ist, diagnostische Merkmale zur Unterscheidung von der rezenten artenarmen Gattung *Amiota* anzugeben. Aber die Merkmale, in denen die Bernsteinzeit mit der rezenten Gattung *Amiota* übereinstimmt, sind die plesiomorphen Grundplanmerkmale der rezenten Drosophilidae überhaupt. Von der im Bernstein gefundenen oder von einer sehr ähnlichen Art könnten sehr gut alle rezenten Drosophilidae, auch die abgeleitetesten Arten, abstammen. Wir haben also auch hier die bezeichnende Tatsache, daß eine Bernsteinart formal mit be-

stimmten rezenten Arten einer monophyletischen Gruppe bis auf geringfügige Unterschiede übereinstimmt, daß es sich dabei aber um eine Symplesiomorphie handelt. Nichts kann gegen die Möglichkeit angeführt werden, daß sich auch die Arten mit den abgeleitetesten Merkmalen erst seit der Bernsteinzeit entwickelt haben.

Die Ergebnisse unserer Übersicht über das Ausmaß der Merkmalsentwicklung bei den Acalyptratae seit der Bernsteinzeit zusammenfassend, müssen wir also feststellen, daß sich bei allen Gruppen, über die unsere Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse ein Urteil erlaubt, ein Bild ergibt, das etwa dem entspricht, das wir oben (S. 16) bei den Diopsidae genauer besprochen haben. Das beigefügte Schema (Abb. 3) kann daher

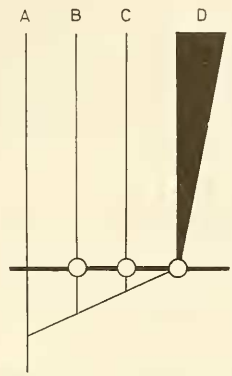


Abb. 3. Charakteristische Vertretung der Teilgruppen einer Acalyptraten-Familie im Bernstein.

als Darstellung der Entwicklung dienen, die wir bei einer monophyletischen Gruppe vom ungefähren Alter der Acalyptraten-Familien seit der Bernsteinzeit annehmen müssen: Eine solche Gruppe pflegt wieder mehrere monophyletische Teilgruppen zu umfassen, deren Existenz zur Bernsteinzeit durch Fossilfunde belegt ist oder erschlossen werden kann. Sind die ältesten Teilgruppen heute auf einen der südlichen Randkontinente beschränkt, dann pflegen sie im Bernstein nicht vertreten zu sein (A). Neben diesen (die auch fehlen können) pflegt es eine oder mehrere artenarme Teilgruppen mit relativ ursprünglichen rezenten Arten zu geben (B, C.). Diese Teilgruppen sind im Bernstein mit bemerkenswerter Vollständigkeit vertreten. Die Hauptmasse der rezenten Arten aber gehört im allgemeinen in eine relativ arten- und formenreiche Teilgruppe, die im Bernstein ebenfalls oft vertreten ist (D).

Die Vertreter dieser Teilgruppe sind im Bernstein aber nicht zahlreicher als die der bereits genannten. Sie sind meist bestimmten relativ ursprünglichen rezenten Arten oder Gattungen sehr ähnlich, mit diesen phylogenetisch aber nicht näher verwandt als mit den abgeleitetesten rezenten Arten. Dieses Schema ist weniger Ausdruck endgültiger Ergebnisse als vielmehr eine Arbeitshypothese, die zwar nicht aus der Luft gegriffen, sondern aus unseren bisherigen Kenntnissen abgeleitet ist, die es aber durch weitere Untersuchungen noch zu prüfen und dadurch zu verifizieren oder zu widerlegen gilt. Die Tatsache, daß dieses Schema auch etwa dem Bilde entspricht, das Aczél (1948) von der Entwicklung der Dorilaidae (Pipunculidae) entworfen hat, spricht dafür, daß es auch über die Acalyptratae hinaus gilt.

Von diesen Überlegungen aus fällt vielleicht auch Licht auf die Frage der rezenten Arten, die angeblich im Bernstein gefunden worden sind. Loew (1861) stellt zwar für die Dipteren fest, es gebe bis jetzt keinen genügenden Beweis für die Identität einer aus dem Bernstein beschriebenen Art mit einer jetzt lebenden. Das gilt für die Acalyptraten auch heute noch. Aus anderen Insektenordnungen aber sind Beispiele dafür genannt worden: *Euthyrrhapha pacifica* Coqu. (Blattidae; siehe Handlirsch 1921, p. 223), *Tetracha carolina* L. (Cicindelidae) und *Nemadus colonoides* Kr. (Silphidae) nach Lindroth (1957, p. 307), *Polyxenus lagurus* L. (Myriopoda, nach Weidner 1952). Soweit dabei nicht einfach Ver-

wechslungen mit Kopaleinschlüssen vorliegen — ANDRÉE (1931, Bernsteinforschungen 2, p. 202) vermutet das für *Euthyrrhapha pacifica* —, tritt auch hier die Frage auf, ob nicht aus der Bernsteinart neben der scheinbar identischen rezenten auch andere rezente Arten hervorgegangen sind. Die Population, zu der ein Bernsteinfossil gehörte, bildete zu ihrer Zeit sicherlich eine Art im strengen Sinne dieses Begriffes. Ihre Nachkommen hätten sich aber bis zur Gegenwart in mehrere voneinander isolierte Arten organisiert. Die Bernsteinpopulation wäre dadurch zur Stammart einer ganzen Gruppe rezenter Arten geworden. Sie kann daher, nach der Theorie der phylogenetischen Systematik nicht mit einer einzelnen rezenten Population unter einem Artnamen zusammengefaßt werden, auch wenn sie in ihren morphologischen Merkmalen noch so gut übereinstimmt. Das würde Rückkehr zu einer rein morphologischen Artdefinition bedeuten.

Solche Probleme treten überall dort in Erscheinung, wo die Lebensdauer und das Alter von Arten erörtert wird. HUXLEY (1940, p. 9) z. B. berichtet, daß die Fische zu beiden Seiten der mittelamerikanischen Landenge Artenpaare bilden und einige nur subspezifisch verschieden sind, obwohl sie durch die Landenge seit 25 Millionen Jahren getrennt sind. Solange die Frage nicht beantwortet ist, ob nicht vielleicht der atlantische Partner eines solchen Artenpaares mit anderen atlantischen Arten näher verwandt ist als mit dem pazifischen Partner, der vielleicht mit anderen pazifischen Arten näher verwandt ist, solange muß der Verdacht bestehen, daß die Ähnlichkeit der beiden Partner auf Symplesiomorphie beruht, und das uns über das Ausmaß der Fischentwicklung seit der Entstehung der mittelamerikanischen Landenge nur die halbe Wahrheit geliefert wird, wenn man nur die sogenannten Artenpaare für sich betrachtet.

Wenn irgendwo, dann wird hier offenbar, wie sehr Aussagen über phylogenetische Entwicklungsabläufe von der Klassifikationsweise der Systematik abhängen. Die Frage, ob man Arten aus dem Bernstein selbst dann, wenn sie mit rezenten Arten morphologisch übereinstimmen, mit diesen unter einem Artnamen vereinigen sollte, kann nicht anders beantwortet werden als die Frage, ob sie in rezenten Familien oder Gattungen eingeordnet werden sollen oder nicht (S. 14—16).

Wenn wir im vorstehenden zu der Auffassung gekommen sind, daß bei den Acalyptratae und wohl bei den Insekten im allgemeinen das Ausmaß der Merkmalsentwicklung seit der Bernsteinzeit größer gewesen ist als man annehmen müßte und auch annimmt, wenn man die Bernsteinarten nur mit den ihnen ähnlichsten rezenten Arten vergleicht, ohne zu fragen, ob sie nicht vielleicht gleich nahe mit den am stärksten abgeleiteten Arten verwandt sind, so müßten wir nun noch untersuchen, ob denn nicht trotzdem das absolute Ausmaß der Merkmalsentwicklung geringer ist als etwa bei den Säugetieren. Wir werden auf diese Frage aber im Abschnitt über die Rangordnung der Kategorien zurückkommen.

3. Gestaltänderung: Die Entwicklung einzelner Merkmale bei den Acalyptratae

Im Anschluß an die Frage nach dem allgemeinen Ausmaß der Merkmalstransformationen seit der Bernsteinzeit wäre nun noch die Frage aufzuwerfen, welche Erfahrungen über den speziellen Gang der Entwicklung einzelner Merkmale uns die im Bernstein nachgewiesenen Acalyptraten vermitteln und inwieweit uns diese Erfahrungen bei der Aufklärung von Verwandtschaftbeziehungen im einzelnen helfen können.

Die Methode der phylogenetischen Systematik beruht auf der Auflösung des Begriffes der morphologischen Ähnlichkeit in die 3 Kategorien Symplesiomorphie, Synapomorphie und Konvergenz. Das bedeutet, daß es für jedes einzelne Merkmal einer Art zunächst festzustellen gilt, ob es im Vergleich zu „ähnlichen“ Merkmalen anderer Arten den ursprünglichen (plesiomorphen) oder einen abgeleiteten (apomorphen) Ausprägungszustand darstellt. Dafür gibt es viele Kriterien. Manche Autoren, namentlich wohl Palaeontologen (SCHMIDT 1963) glauben, daß die Reihenfolge, in der verschiedene Merkmalszustände bei Fossilien verschiedenen Alters auftreten, das wichtigste oder wohl gar das einzige Kriterium sei. Bei Tiergruppen, bei denen verhältnismäßig lückenlose Fossilfunde vorliegen, mag die „geologische Sequenz der Merkmalszustände“ tatsächlich ein wichtiges Kriterium sein, für die Insekten, bei denen nur verhältnismäßig wenige Fossilfunde mit großen Zeitlücken vorliegen, ist sie ein sehr unzulängliches. Ein Beispiel dafür bieten die Drosophiloidea.

Bei den rezenten Arten dieser Familiengruppe steht die proklinate Frontorbitalborste außen neben, vor oder innen neben den reklinaten Frontorbitalborsten. Für die Deutung der Verwandtschaftsbeziehungen, die zwischen den verschiedenen Familien der Drosophiloidea bestehen, wäre es wichtig zu wissen, welches der ursprünglichste Merkmalszustand ist. Bei allen aus dem Bernstein bekannten Drosophiloidea (Diastatidae, Camillidae, Drosophilidae, das sind zugleich die ältesten aus der ganzen Gruppe bekannten Fossilien) steht die proklinate Frontorbitalborste vor den reklinaten. Es wäre aber wahrscheinlich ein Irrtum, wenn man das für den tatsächlich ursprünglichsten Merkmalszustand halten wollte. Wahrscheinlich beruht die Übereinstimmung der Bernsteinfossilien auf einem Zufall (siehe S. 190).

Größere Sicherheit ergibt sich nur im Falle ausgedehnter Parallelentwicklung, d. h. wenn „ein und dasselbe" Merkmal sich in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen unabhängig in der gleichen Richtung entwickelt hat.

Als allgemeinen Trend in der Merkmalsentwicklung der Acalyptraten seit der Bernsteinzeit können wir allenfalls die Rückbildung der Frontorbitalborsten (Abnahme der Zahl dieser Borsten) und die Rückbildung der sklerotisierten Seitenstreifen der Stirn (der „Orbiten", auf denen die Frontorbitalborsten stehen) nennen.

Daß ein solcher Trend besteht, läßt sich schon aus dem Vergleich der rezenten Arten ableiten. Früher (1958, p. 518) glaubte ich aber annehmen zu müssen, daß die Entwicklung auch rückläufig verlaufen kann, und „daß die Ausdehnung der Scheitelplatten und der oberen Frontorbitalborsten (hier 1958 Druckfehler: Frontorbitalplatten) bis zum Vorderrande der Stirn, wie sie bei den Clusiidae, Anthomyzidae und Odiniidae zu beobachten ist, einen abgeleiteten Zustand darstellt". Ich halte das jetzt nicht mehr für wahrscheinlich. Vielmehr scheinen mir die im Bernstein nachgewiesenen Vertreter der genannten und einiger anderer Familien dafür zu sprechen, daß die vollständige Sklerotisierung der Seitenränder der Stirn und die Verteilung der oberen Frontorbitalborsten über die ganze Länge der „Orbiten" immer den ursprünglicheren Zustand darstellt. Die Möglichkeit, daß die Zahl der „oberen Frontorbitalborsten" sekundär vergrößert sein kann, und die besonderen Verhältnisse bei Familien mit „unteren Frontorbitalborsten" bleiben von dieser Feststellung unberührt.

In einigen wenigen Fällen scheinen die Bernsteinarten auch die Möglichkeit zu eröffnen, Übereinstimmungen zwischen verschiedenen Familien, die man bei bloßer Berücksichtigung ihrer rezenten Vertreter leicht für Synapomorphien halten könnte, als Konvergenzen zu entlarven.

Die Costabruchstelle an der Mündung von sc scheint bei den Vertretern der Anthomyzidae, Chyromyidae und Aulacigastridae, wenn diese richtig gedeutet sind, noch nicht vorhanden zu sein. Sie dürfte bei diesen Gruppen unabhängig, durch Konvergenz, entstanden sein.

Die rezenten Vertreter der beiden nahe miteinander verwandten Familien Megamerinidae und Diopsidae zeichnen sich durch den Besitz von nur einer Frontorbitalborste aus. Das konnte als Synapomorphie gedeutet werden. Da aber *Palaeotanypeza spinosa* (Megamerinidae) aus dem Bernstein noch 2 Frontorbitalborsten besitzt, muß die Reduktion bei den Familien unabhängig erfolgt sein und als Konvergenz gedeutet werden.

Leider können wir bei den Dipteren zunächst fast immer nur die formale Seite der Merkmalsveränderungen feststellen. Damit bleiben wir an der Oberfläche. Die Deutung der Kopfborsten und der Änderungen ihrer Zahl und Stellung z. B. müßten im Zusammenhange mit der Architektonik des Kopfes und ihrer funktionellen Bedeutung gesehen werden, und für die Deutung der Veränderungen im Flügelgeäder wäre es wichtig, ihre Bedeutung im Zusammenhange mit Veränderungen in der Gestalt und der Funktion des gesamten Flügels zu kennen. Für eine solche Betrachtungsweise sind heute aber bestenfalls Ansätze zu erkennen.

In der älteren Paläontologie, der es noch vor allem darauf ankam, „Beweise" für die Richtigkeit der Deszendenztheorie zu sammeln, spielte die Tatsache, daß einige Fossilien sogenannte „Sammeltypen" darstellen, eine wichtige Rolle. Als „Sammeltypen" wurden solche Formen bezeichnet, bei denen Merkmale gemeinsam vorkommen, die in der rezenten Fauna auf mehrere Gruppen (etwa Familien) verteilt sind und nicht zusammen vorkommen. Nachdem wir heute wissen, daß es in der phylogenetischen Verwandtschaftsordnung entscheidend darauf ankommt, nicht das Merkmal als solches, sondern den Merkmalszustand (plesiomorph oder apomorph) zu berücksichtigen und dementsprechend verschiedene Kategorien von Merkmalsübereinstimmungen (Symplesiomorphie, Synapomorphie, Konvergenz) zu unterscheiden, hat der Begriff des „Sammeltypus" etwas Unbestimmtes bekommen: Nicht Fossilien, in denen schlechthin

Merkmale, die heute bei getrennten Gruppen vorkommen, miteinander kombiniert sind, erscheinen uns für die Verwandtschaftsforschung wichtig (in anderer Hinsicht mögen sie wichtig sein). Bedeutungsvoll sind vielmehr diejenigen Fossilien, die plesiomorphe Merkmale einer rezenten Gruppe (z. B. Familie) mit den plesiomorphen einer anderen kombinieren.

Eine solche Form ist z. B. *Cypselosomatites* aus dem Bernstein, bei der die plesiomorphen Merkmale der rezenten Cypselosomatidae mit denen der rezenten Micropezoidea s. str. kombiniert sind (siehe S. 36).

Solche Formen erleichtern es uns besonders dann, die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zu begründen, wenn die mutmaßlichen Schwestergruppen heute durch eine große morphologische Lücke getrennt sind, und wenn die eine von ihnen abgeleitete Merkmale zeigt, die (wie im Falle der Cyglostomatidae die Vibrissen) auch bei anderen Familien vorkommen. Die Bedeutung solcher Sammeltypen ist allerdings dann gering, wenn sie ausschließlich plesiomorphe Merkmale aufweisen und mit keiner engeren monophyletischen rezenten Gruppe in abgeleiteten Merkmalen übereinstimmen. In diesem Falle ermöglichen sie zwar formal die „Ableitung" mehrerer rezenter Gruppen: Sie können als Vertreter der „Stammgruppe" einer Anzahl rezenter Gruppen angesehen werden. Da aber aus der Definition des Begriffes „Stammgruppe" (siehe S. 19 und Abb. 2) folgt, daß deren Vertreter noch lange neben ihren monophyletischen Deszendenten gelebt haben können, ist ihre Bedeutung für die Bestimmung des Alters rezenter Tiergruppen, die wir von der Paläontologie vor allem erwarten, um so geringer, je umfangreicher die monophyletische Gruppe ist, um deren „Stammgruppe" es sich handelt (siehe im einzelnen dazu HENNIG 1954).

Im Falle der erwähnten Bernsteinform *Cypselosomatites* ist ein abgeleitetes Merkmal (die Costabruchstelle) vorhanden, das sie mit den rezenten Cypselosomatidae verbindet, das aber im Grundplan der Micropezoidea s. str. fehlt.

Cypselosomatites überbrückt also durch ihre relativ plesiomorphen Merkmale den morphologischen Abstand zwischen den rezenten Cypselosomatidae und den Micropezoidea s. str. und erleichtert uns dadurch die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen diesen beiden Gruppen. Andererseits aber erlaubt sie uns durch ihre synapomorphe Übereinstimmung mit den rezenten Cypselosomatidae wertvolle Aussagen über das Mindestalter und die frühere geographische Verbreitung dieser Reliktgruppe. Ähnliche Überlegungen, die im speziellen Teil ausführlicher vorgeführt werden (S. 77 und S. 154), gelten für *Protorygma* und *Gephyromyiella.*

Es ist oft bedauert worden, daß der Baltische Bernstein nicht älter ist, und ich habe früher dieses Bedauern geteilt. Unter den Acalyptratae, deren Familien schon im Grundplan ihrer rezenten Vertreter oft nur durch recht geringfügige Merkmale verschieden sind, liefert er uns aber doch eine ganze Reihe von Formen, die noch ursprünglicher sind als alle ihre rezenten Verwandten, so daß die Feststellung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen recht schwierig ist. Hätten wir Vertreter der Acalyptraten aus noch älterer Zeit, dann wäre es sicher noch viel schwieriger, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu ermitteln. Der Wert des Baltischen Bernsteins als einer Zwischenstufe wird sich erweisen, wenn sich die nicht unbegründete Hoffnung erfüllen sollte (Kanadischer Bernstein ?), daß noch ältere Bernsteinvorkommen mit reicher Fauna gefunden werden.

Einige der im Bernstein nachgewiesenen Acalyptraten, die sich von allen ihren rezenten Verwandten durch relativ plesiomorphe Merkmale unterscheiden, sind dadurch bedeutungsvoll, daß sie zeigen, in welcher Reihenfolge die apomorphen Merkmale ihrer rezenten Verwandten entstanden sind. Das ist vor allem bei denjenigen Gruppen wichtig, die mit der Gesamtheit ihrer rezenten Vertreter als besonders markante Typen sich durch einen ganzen Komplex abgeleiteter Merkmale von anderen Gruppen unterscheiden. Wir können zwar annehmen, daß solche Merkmalskomplexe nicht auf einmal entstanden sind, aber nur die Fossilien können zeigen, in welcher Reihenfolge die einzelnen Komponenten aufgetreten sind.

Die Cryptochetidae z. B. zeichnen sich (neben auffälligen Larvenmerkmalen, die uns durch Fossilfunde aber nicht zugänglich sind) im Imaginalstadium unter anderem durch das Fehlen der Fühlerborste (ein bei den Acalyptratae sonst nirgends vorkommendes Merkmal) und durch das Fehlen der tb (der Abschlußquerader der „vorderen Basalzelle") sowie durch die Reduktion der Kopf- und Thorakalborsten

aus. Die Gattung *Phanerochaetum* aus dem Bernstein zeigt, daß der Verlust der Fühlerborste, das auffälligste und wirklich einzigartige Merkmal der Cryptochetidae, in der Geschichte der Familie zuletzt aufgetreten sein muß, denn bei *Phanerochaetum* ist die Fühlerborste noch vorhanden, wenn auch schon deutlich reduziert, während die Querader tb und die Borsten des Kopfes und des Thorax schon fehlen.

Ganz entsprechend geht aus der Merkmalskombination bei *Cypselosomatites* (aus dem Bernstein) hervor, daß bei den Cypselosomatidae die Costabruchstelle zuerst, die Vibrissen, die Rückbildung der tb und des Endabschnittes von m_4 sowie die Verkürzung der Analader erst später aufgetreten sein müssen.

Ähnliche Beispiele, die im speziellen Teil genauer besprochen sind, liefert *Prosphyracephala* (S. 54: Entstehung der Augenstiele vor Umbildung der Analzelle), *Prosalticella* (S. 90: Analzellenzipfel und Verdickung der Schenkel vor Konvergenz der Endabschnitte von r_{4+5} und m_1), *Protorygma* (S. 77: Entstehung der Metathorakalstigmenborsten vor Reduktion der Prosternalbrücke) und *Palaeotanypeza* (S. 51: Verdickung der Hinterschenkel vor der Reduktion der Frontorbitalborsten bei den Megamerinidae).

4. Speziation: Ausmaß der Artspaltung seit der Bernsteinzeit

Zu den Aussagen über die phylogenetische Entwicklung einer Tiergruppe während eines bestimmten Zeitabschnittes gehören nicht nur Feststellungen über das Ausmaß der Merkmalstransformationen. Wir müssen auch wissen, in wieviele selbständige Fortpflanzungsgemeinschaften (Arten) eine ursprünglich einheitliche Fortpflanzungsgemeinschaft („Art") während dieser Zeit aufgespalten worden ist. Dabei treten ähnliche Schwierigkeiten auf wie bei der Untersuchung der Merkmalsentwicklung. Am einfachsten wäre es, wenn wir den rezenten Artenbestand einer monophyletischen Gruppe mit dem Artenbestand derselben Gruppe zur Bernsteinzeit vergleichen könnten. Das ist leider in keinem Falle möglich. Die Anzahl der Arten, die zu einer bestimmten Zeit in der geologischen Vergangenheit nebeneinander existiert haben, werden wir niemals genau kennen. Wir können z. B. selten entscheiden, ob kleine Verschiedenheiten zwischen Individuen aus dem Bernstein die Zugehörigkeit dieser Individuen zu verschiedenen Arten andeuten oder ob sie Ausdruck von individueller Variation oder Sexualdimorphismus sind (siehe dazu unter *Electrobata,* S. 44, *Electrochyliza,* S. 69, *Protosuillia,* S. 145, *Acartophthalmites,* S. 132, *Pareuthychaeta,* S. 194). Selbst die Möglichkeit, daß die betreffenden Tiere um Millionen von Jahren voneinander getrennt im Bernsteinwalde gelebt haben, muß in Betracht gezogen werden (siehe S. 20). Dazu kommt, daß wir auch über die Zahl der Arten, die in der Gegenwart zu einer monophyletischen Gruppe gehören, bei den Dipteren zur Zeit erst noch recht ungenaue Vorstellungen haben.

Wir sind daher auf indirekte Methoden angewiesen. Wenn uns z. B. aus dem Baltischen Bernstein eine Art vorliegt, die wir einer bestimmten auch rezent vertretenen monophyletischen Gruppe zuweisen können (und das ist in jedem Falle möglich), dann bestehen zwei Möglichkeiten: entweder sie ist tatsächlich die Stammart aller rezenten Arten dieser Gruppe oder sie ist als „Seitenzweig" anzusehen, der selbst zwar ausgestorben ist, ohne Nachkommen zu hinterlassen, der aber immerhin auf eine ältere Stammart zurückzuführen ist, von der auch die rezenten Arten abstammen. Praktisch werden wir immer mit dieser Möglichkeit rechnen müssen, da es kaum jemals möglich sein wird, eine bestimmte fossile Art als die tatsächliche Stammart rezenter Arten zu erweisen. Wenn immer wir aber aus irgendeiner Zeit der geologischen Vergangenheit die Stammgruppe einer monophyletischen Einheit nachweisen können, dürfen wir mit Sicherheit annehmen, daß damals auch direkte Vorfahren der rezenten Arten gelebt haben, gleichgültig, ob die aufgefundene Art zu diesen direkten Vorfahren gehört oder nicht. Unmöglich läßt sich allerdings sagen, ob damals nur eine Art gelebt hat, aus der alle rezenten Arten hervorgegangen sind, oder ob es schon getrennte Stammarten für mehrere Teilzweige der betreffenden Gruppe gegeben hat. Immerhin gewinnen wir mit dem Nachweis einer Stammgruppe die Möglichkeit, mit Sicherheit zu sagen, wieviele rezente Arten m a x i m a l aus einer Art etwa der Bernsteinzeit hervorgegangen sind.

Die im Bernstein nachgewiesenen Acalyptratae sind im allgemeinen Vertreter der Stammgruppen monophyletischer Einheiten, die im gegenwärtigen System als Familien bezeichnet werden. Aus Abb. 4 (Teilfig. A) geht hervor, daß die Zahl der rezenten Arten in den einzelnen Familien der Acalyptratae sehr verschieden groß ist. Die meisten Familien sind zwar nicht sehr artenreich: 75% der gegenwärtig unterschiedenen Familien umfassen nicht mehr als etwa 170 Arten. Daneben gibt es aber auch solche mit 1000 und mehr Arten. Die artenreichste Familie sind die Trypetidae, zu denen nach Hering (1950) etwa 3500 Arten gehören. Es ist ziemlich unwahrscheinlich, daß dieses Bild wesentlich auf einer für die einzelnen Familien sehr ungleichen Kenntnis der rezenten Arten beruht.

Bemerkenswert und etwas unerwartet ist die Tatsache, daß keineswegs die artenreichsten, sondern die verhältnismäßig artenarmen Familien im Bernstein am besten, man kann sogar sagen: mit einer bemerkenswerten Vollständigkeit und in einigen Fällen (Helomyzidae, Sciomyzidae) sogar mit mehr als einer Teilgruppe vertreten sind. Von den artenreichen Familien fehlen die Trypetidae, Platystomidae, Agromyzidae und Ephydridae ganz. Das muß zum Teil ökologische oder tiergeographische Gründe haben.

Schon Loew bemerkt, daß ihm aus der ganzen außerordentlich artenreichen Familiengruppe Ortalidiformes, zu der die Trypetidae gehören, kein einziges Exemplar aus dem Bernstein bekannt war, und daran hat sich bis heute nichts geändert. Was die Ephydridae anbetrifft, so ist auffällig, daß die ganz artenarmen, mit den Ephydridae am nächsten verwandten Familien Diastatidae und Camillidae im Bernstein nachgewiesen sind, nicht aber die artenreichen und unter sehr verschiedenen ökologischen Verhältnissen lebenden Ephydridae selbst.

Besonders bemerkenswert ist, daß die artenreichen Familien Lauxaniidae, Chloropidae, Drosophilidae, die im Bernstein tatsächlich vorkommen, hier mit Arten vertreten sind, die zu den rezenten Arten in keinem engeren Verwandtschaftsverhältnis stehen, als das bei den Vertretern der artenarmen Familien festzustellen war.

Man hätte vielleicht erwarten sollen, daß die im Bernstein nachgewiesenen Arten der Lauxaniidae, Chloropidae und Drosophilidae zu relativ untergeordneten monophyletischen Teilgruppen dieser Familien gehören. Das ist aber nicht der Fall. *Electrophortica succini* (Drosophilidae) könnte sehr wohl in die Stammgruppe der Drosophilidae gehören, d. h. sie besitzt so ursprüngliche Merkmale, daß die Möglichkeit, alle rezenten Drosophilidae von ihr abzuleiten, durchaus besteht. Bei den Chloropidae und Lauxaniidae sind die Verhältnisse noch undurchsichtig. *Protoscinella* (Chloropidae) ist in einigen Merkmalen sehr ursprünglich, sie besitzt aber auch abgeleitete Merkmale, die bei verschiedenen rezenten Chloropidae auftreten. Bei dem gegenwärtigen Stande der Durcharbeitung der Chloropidae läßt sich leider nicht mit Sicherheit sagen, ob *Protoscinella* in die Stammgruppe dieser Familie gehört oder ob sie mit einer Teilgruppe näher verwandt ist. Ähnliches gilt für *Hemilauxania* und *Chamaelauxania* (Fam. Lauxaniidae). Immerhin läßt sich aus der Tatsache, daß auch die besonders artenreichen Familien im Bernstein nur mit verhältnismäßig ursprünglichen Formen vertreten sind (vgl. auch Abb. 3), schließen, daß auch diese Familien zur Bernsteinzeit noch nicht in sehr zahlreiche Teilgruppen aufgespalten waren.

Wir müssen also damit rechnen, daß auch bei den artenreichen Familien wenn nicht alle, so doch ein hoher Prozentsatz der rezenten Arten erst seit der Bernsteinzeit entstanden ist.

Die Tatsache, daß die artenreichen Familien der Acalyptratae im Bernstein keineswegs durch zahlreichere Teilgruppen vertreten sind als die artenarmen, bedeutet zunächst und auf jeden Fall, daß sich der prozentuale Anteil der Arten verschiedener Familien am Aufbau der Gesamtfauna seit der Bernsteinzeit wesentlich verschoben hat. Das dürfen wir auch dann als gültige Feststellung ansehen, wenn wir in Betracht ziehen, daß uns im Bernstein nur ein Ausschnitt einer Lokalfauna der Bernsteinzeit vorliegt; denn wir sehen ja, daß aus den artenarmen wie aus den artenreichen Gruppen nur jeweils ursprüngliche Formen vorliegen. Das kann kein Zufall sein. Wir müssen also nach einer Erklärung suchen.

Brues (1933) stellte in seiner Untersuchung über den Wechsel in der Insektenpopulation der Wälder seit dem frühen Tertiär fest: "Parallel to the differentiation of genera and species there has been a correlated population increase in the more modern types of insects while the reverse has been true in groups that we may regard as primitive or decadent."

Brues nimmt also neben dem Anwachsen der „modernen Typen" einen Rückgang der „primitiven oder dekadenten" Typen an. Ist das aber wirklich eine Erklärung? Vertreter „moderner Typen" müßten wohl dann diejenigen Familien sein, die in der rezenten Fauna besonders arten- und individuenreich vertreten sind. Mir scheint aber, daß wir, mindestens bei den Acalyptraten, „moderne" und „primitive" Gruppen nur so unterscheiden können, daß wir die artenreichen eben modern und die artenarmen primitiv nennen. Dann wäre Brues' Feststellung nichts anderes als eine Tautologie. Die Unterscheidung wird allerdings in gewissem Sinne dadurch „erleichtert", daß es — man möchte wohl sagen: selbstverständlich — unter den Arten der artenreichen Gruppen immer auch viele gibt, die sich in der Gestaltbildung besonders weit vom Grundplan der Gesamtgruppe entfernt haben. Nehmen wir aber die Vertreter der verschiedenen Familien aus der Bernsteinzeit, so dürfte es schwer fallen, hier moderne und primitive oder dekadente Typen zu unterscheiden. Ich wüßte jedenfalls keinen Grund anzugeben, warum man *Electrophortica* (Drosophilidae, diese heute sehr artenreich) oder *Protoscinella* (Chloropidae, heute sehr artenreich) als „modernere Typen" bezeichnen sollte als etwa *Phanerochaetum* (Cryptochetidae, heute artenarm), *Electrochyliza* (Psilidae, heute artenarm), *Prosphyracephala* (Diopsidae, heute artenarm) oder die Vertreter anderer Familien. Wahrscheinlich hätte zur Bernsteinzeit niemand voraussagen können, daß die Chloropidae und Drosophilidae nach 40 bis 50 Millionen Jahren so artenreich sein würden, weil ihre Vertreter schon damals „modernere Typen" waren. Die Aussage, daß seit der Bernsteinzeit „die moderneren Typen" eine viel stärkere Entfaltung erfahren haben als die „primitiveren oder dekadenteren", enthält also keine wissenschaftliche Erkenntnis über die hinaus, daß einige Insektenfamilien sich seit der Bernsteinzeit stärker entfaltet haben als andere. Die Gründe dafür müssen erst noch gefunden werden.

Brues scheint aber, nach der oben angeführten Äußerung, nicht nur eine verschieden starke Entfaltung verschiedener Gruppen seit der Bernsteinzeit anzunehmen, sondern auch überzeugt zu sein, daß einige von ihnen artenärmer geworden sind, als sie damals waren. Mir scheint bei den Acalyptratae dafür kein Beweis vorzuliegen. Wenn es so wäre, müßte man erwarten, daß wenigstens einige der heute artenarmen Familien im Bernstein selbst arten- und vor allem formenreicher vertreten waren als die heute artenreichen Familien. Dafür gibt es aber keine Anzeichen. Vielmehr sind gerade die heute artenarmen Familien auch im Bernstein durchweg nur mit einzelnen Arten vertreten, die offenbar in die Stammgruppe der betreffenden Familie gehören, und von denen oft nicht einmal mit Sicherheit auszuschließen (freilich auch nicht zu beweisen) ist, daß sie die Stammart aller heute lebenden Arten sind (siehe S. 19). Soweit mehr als eine Art gefunden wurde, stehen diese in einem solchen Stammgruppenverhältnis zu heutigen Unterfamilien. Die Arten, von denen mit Sicherheit gesagt werden kann, daß sie ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen (*Prosphyracephala*, *Electrobata*, *Sepedonites*, siehe S. 19), sind so gering an Zahl, daß wir keinerlei Veranlassung haben, anzunehmen, die betreffende Familie sei zur Bernsteinzeit reicher entfaltet gewesen als heute.

4. Vergleich zwischen Acalyptratae und Säugetieren: Grundsätzliches über die Vergleichbarkeit systematischer Kategorien bei verschiedenen Tiergruppen

Die vorstehenden Überlegungen beruhen auf dem Vergleich zwischen verschiedenen Familien der Acalyptratae. Im Hinblick auf die Ergebnisse, zu denen wir gekommen sind, scheint es notwendig, die Frage genau zu prüfen, ob ein solcher Vergleich überhaupt statthaft war. Darüber hinaus müssen wir fragen, ob es sinnvoll wäre, unsere Ergebnisse mit denen zu vergleichen, zu denen etwa die Untersuchung verschiedener Nematoceren- oder gar Säugetier-„Familien" führt.

Wenn wir verschiedene Dinge mit dem gleichen Namen — etwa als „Familien", „Gattungen" usw. — bezeichnen, so sollte man allerdings erwarten, daß es einen objek-

tiven Grund dafür gibt, d. h. daß sie in irgendeiner Hinsicht tatsächlich vergleichbar sind. Das scheint aber in der biologischen Systematik nicht der Fall zu sein:

"There is no known biological phenomenon that would make an erray of forms a family rather than a genus" (Dobzhansky 1963).

Die Tatsache, daß es Autoren gegeben hat, die alle 50 Familien der Acalyptratae in einer Familie („Borboridae": Handlirsch, Weber) zusammenfassen wollten, und die Tatsache, daß z. B. Jeannel an Stelle der einen Familie Carabidae etwa 40 Familien unterscheidet, scheint denen Recht zu geben, die den absoluten Rang einer höheren Kategorie als etwas absolut Subjektives ansehen.

Dazu muß man aber bedenken, daß nahezu alle Autoren, die das behaupten, das natürliche oder typologische System im Auge haben. Das drückt sich besonders dann deutlich aus, wenn sie vom „Grade der Verschiedenheit" sprechen, der bei der Festsetzung des Ranges maßgebend sein soll:

"there is no absolute criterion for the d e g r e e o f d i f f e r e n c e to be called generic, and it is particulary here that esperience and common sense are required" (Simpson 1963, Sperrung von mir). Auch Hendel (1928) spricht davon, daß die Zusammenfassung aller Acalyptraten in einer einzigen Familie „die Verschleierung wirklich großer Differenziertheit der Form" bedeuten würde.

Zwar sagt auch Simpson (1963): "a genus is a group of species believed to be m o r e c l o s e l y r e l a t e d among themselves than to any species placed in another genus" (Sperrung von mir), aber aus seinen sonstigen Ausführungen geht klar hervor, daß er unter „related" nicht phylogenetische Verwandtschaft versteht. Vollkommen unklar ist Mayr (1963), der ebenfalls ausführt: "We must always remember that the categories above the species are collective categories and subjectively deliminated", andererseits aber meint: "the generic name emphasizes not a greater degree of difference but rather the belonging together of the species included in the genus". Was hier „belonging together" heißen soll, bleibt vollkommen rätselhaft.

Im phylogenetischen System aber kann der Rang einer Gruppe p r i n z i p i e l l nicht nach dem Grade der morphologischen Verschiedenheit bestimmt werden, weil sich das nicht mit dem Prinzip verträgt, nach dem die ausschließlich monophyletischen Gruppen dieses Systems gebildet sind.

Im phylogenetischen System sind die Kategorien oberhalb der Art keineswegs subjektiv begrenzt („deliminated"), denn „hypothetisch" kann nicht heißen „subjektiv". Die Festsetzung ihres absoluten Ranges, die erst nach ihrer „Umgrenzung" erfolgen kann, darf, mit der Einschränkung, daß Schwestergruppen stets den gleichen Rang haben müssen, zwar auch im phylogenetischen System der Willkür überlassen bleiben, ohne die Grundlagen des phylogenetischen Systemes als solche zu gefährden (Hennig 1965). Man verleugnet dann allerdings das wissenschaftliche Prinzip, nur in irgendeinem Sinne vergleichbares mit dem gleichen Namen („Familie", „Gattung" usw.) zu benennen.

Die einzige Möglichkeit, den absoluten Rang einer monophyletischen Gruppe nach einem objektiven Kriterium zu bestimmen, das zugleich als einziges mit den Grundlagen des phylogenetischen Systems vereinbar ist, besteht darin, ihn nach dem Entstehungsalter festzusetzen (siehe Hennig 1950, 1965). Monophyletische Gruppen, die mit dem gleichen Rang, als Familie, Gattung usw., bezeichnet werden, sind dann insofern miteinander vergleichbar, als sie gleichaltrig sind.

"Comparative study of evolutionary patterns is as legitimate an andeavor as comparative anatomy, comparative physiology or comparative biochemistry" (Dobzhansky 1963). Wenn wir das, wie eigentlich selbstverständlich sein sollte, anerkennen, dann würde uns die Festlegung des absoluten Ranges der systematischen Kategorien nach ihrem Alter das beste Material für solche Untersuchungen liefern: Alle Familien wären dann z. B. Gruppen, deren Geschichte sich, von Anbeginn an, während eines bestimmten Zeitraumes abgespielt hat, alle Ordnungen und anderen Kategorien ebenfalls.

Zur Zeit gibt es eine solche Festlegung des absoluten Ranges nach ihrem Entstehungsalter nicht. Es bestehen dementsprechend auch große Unterschiede in den Ansichten darüber, welchen Rang man einer Tiergruppe zusprechen soll. Handlirsch z. B. hat, wie schon erwähnt, der ganzen Dipterengruppe „Acalyptratae", die den Gegenstand der vorliegenden Arbeit bildet, nur den Rang einer einzigen Familie („Borboridae")

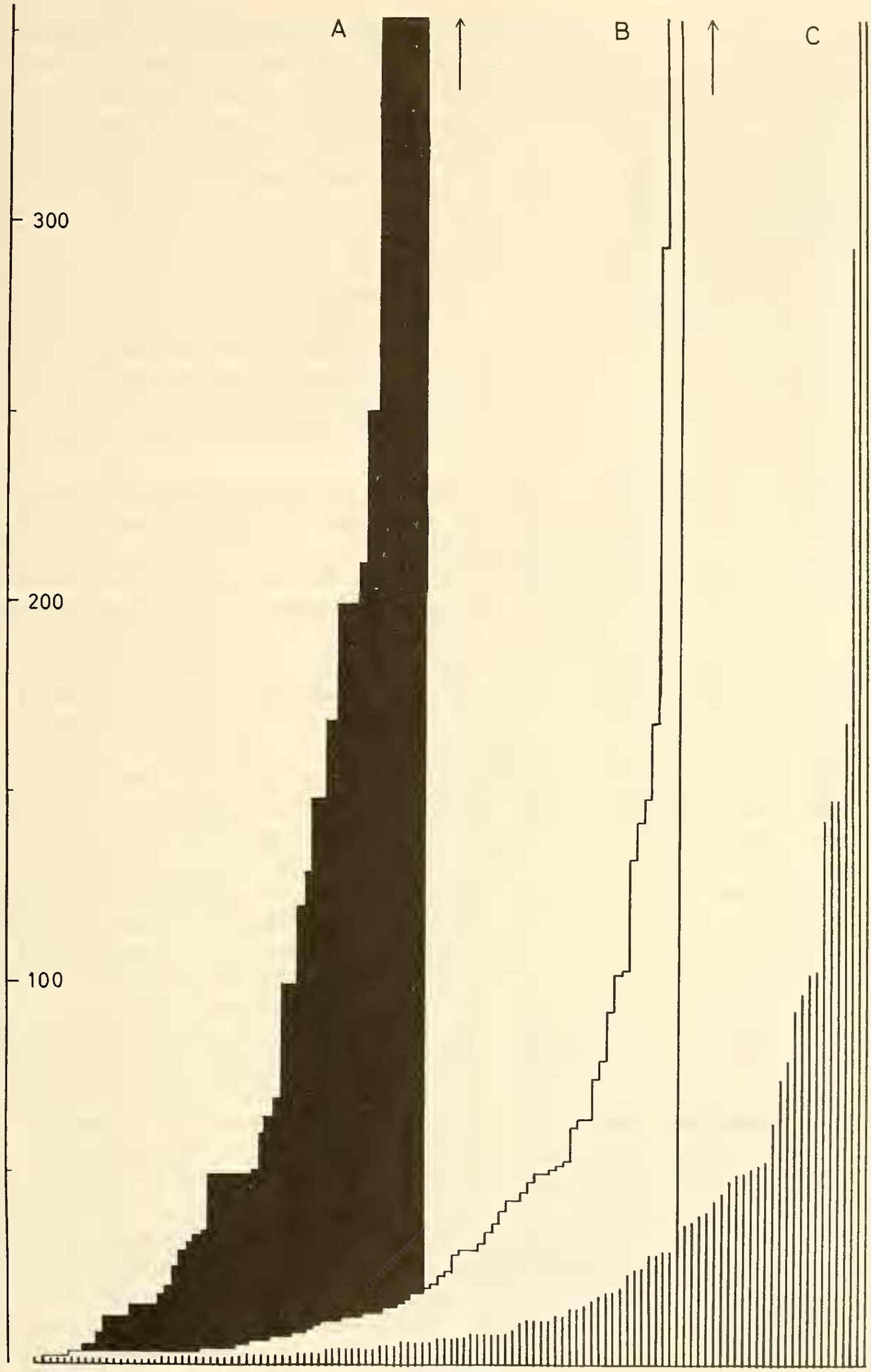


Abb. 4. Familien der Acalyptratae (A) und der Säugetiere (C), nach der Zahl ihrer rezenten Arten geordnet. In Teilfig. B sind diejenigen monophyletischen Teilgruppen der Säugetiere dargestellt (ebenfalls geordnet nach der Zahl ihrer rezenten Arten), die bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sind. Siehe dazu den Text S. 32. Um auch die artenreichsten Familien vollständig zu zeigen, müßte die Darstellung fast die 5fache Höhe haben. Die artenreichste Familie der Säugetiere (Muridae) umfaßt etwa 1770 Arten, die artenreichste Familie der Acalyptratae (Trypetidae) etwa 3500 Arten.

zugesprochen. Darin ist ihm freilich außer WEBER (Lehrbuch der Entomologie 1933 und Grundriß der Insektenkunde) meines Wissens niemand gefolgt. Die meisten Autoren unterscheiden bei den Acalyptratae 50 bis 60 verschiedene Familien.

Wenn wir die Entwicklung der Acalyptraten seit der Bernsteinzeit mit derjenigen der Säugetiere vergleichen wollen, hätten wir daher zunächst zu fragen, ob es richtiger ist, die Acalyptratae als Ganzes mit der Entwicklung einzelner Säugetierfamilien zu vergleichen oder ob für den beabsichtigten Vergleich jede einzelne der 50 bis 60 Acalyptratenfamilien einer Säugetierfamilie entspricht.

Die Untersuchung der Bernsteinfossilien hat gezeigt, daß wir, von vielleicht ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, von fast allen Familien (im Sinne der überwiegenden Mehrzahl der Autoren) der Acalyptraten annehmen müssen, daß sie schon zur Bernsteinzeit existiert haben. Andererseits ist auch von vielen Säugetierfamilien bekannt, daß sie schon im Eocän, also vor der Bernsteinzeit entstanden sind. Daraus ergibt sich, daß die Unterscheidung von 50 bis 60 Acalyptraten-Familien eine weitaus bessere Grundlage für den Vergleich mit den Säugetieren bildet als die Auffassung von HANDLIRSCH und WEBER (alle Acalyptratae 1 Familie).

In Abb. 4 sind die rezenten Säugetierfamilien (nach der Auffassung von HALTENORTH) nach ihren Artenzahlen geordnet (Angaben von HALTENORTH) eingetragen (Teilfig. C) und ebenso die Familien der Acalyptratae (Teilfig. A).

Der Vergleich ergibt, daß die (nach HALTENORTH) 4956 rezenten Säugetierarten sich auf 118 Familien verteilen, während die etwa 2½mal so zahlreichen Arten der Acalyptraten in 57 Familien untergebracht sind. Bemerkenswert ist die Verteilung der Artenzahlen auf diese Familien. Ein Vergleich der beiden Darstellungen zeigt, daß ein hoher Prozentsatz der Familien bei b e i d e n Gruppen in den Bereich verhältnismäßig geringer Artenzahlen (zwischen 1 und 170 Arten) fällt: bei den Säugetieren sind es ungefähr 97%, bei den Acalyptraten immerhin 76% der unterschiedenen Familien. Allerdings sind bei den Säugetieren die Familien mit extrem niedrigen Artenzahlen (unter 10 Arten) wesentlich zahlreicher als bei den Acalyptraten. Bei diesen hat also die durchschnittliche Familie eine höhere Artenzahl als bei den Säugetieren.

Dieser Vergleich hat allerdings einige wesentliche Mängel: Als Prinzip für die Unterscheidung von Familien gilt zur Zeit ja weder bei den Acalyptratae noch bei den Säugetieren die Gleichaltrigkeit. Aus den Stammbäumen von THENIUS & HOFER, ROMER und SIMPSON geht hervor, daß nicht ganz wenige Säugetierfamilien erst nach der Bernsteinzeit entstanden sind. Für einen stichhaltigen Vergleich aber wäre es nötig, monophyletische Gruppen miteinander zu vergleichen, die zur Bernsteinzeit nur eine Stammart besessen haben. Dieses Ziel ist heute nur höchst unvollkommen zu erreichen. Ich habe aber versucht, in einer 3. Darstellung (Abb. 4, Teilfig. B) nach den Angaben der genannten Autoren bei den Säugetieren an Stelle der „Familien“ diejenigen engsten monophyletischen Einheiten einzutragen, die bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sind. In dieser Darstellung sind daher die Artiodactyla nur als 1 Einheit vertreten, da die 5 Familien (5 Einheiten in Teilfig. C) erst nach der Bernsteinzeit entstanden sind. Ähnliches gilt für die Zahnwale (1 statt 8 Einheiten), für die Bartenwale (1 statt 9 Einheiten) und einige andere Gruppen. Die auf dieser Grundlage entworfene Darstellung gleicht derjenigen der Acalyptratae (1) schon deutlich mehr als diejenige, die bei den Säugetieren die herkömmlich unterschiedenen Familien als Einheiten verwandte (C): Die Zahl der Einheiten ist geringer geworden, viele der Einheiten mit extrem niedrigen Artenzahlen sind verschwunden und die durchschnittliche Artenzahl der Einheiten hat sich in Richtung auf die Durchschnittszahlen der Acalyptraten verschoben. Auch diese Darstellung ist noch sehr unvollkommen, da Angaben über das Alter vieler Familien namentlich der Rodentia, der Chiropteren und anderer Gruppen fehlen.

Es wäre nun nötig, auch die Darstellung der Acalyptraten nach denselben Grundsätzen zu revidieren. Das würde, gerade umgekehrt als bei den Säugetieren, zu einer Vergrößerung der Zahl der unterschiedenen Einheiten führen müssen. Es hat sich ja

gezeigt, daß mehrere „Familien“ der Acalyptratae (Diopsidae, Sciomyzidae, Heleomyzidae u. a.) zur Bernsteinzeit bereits in 2 oder mehr Teilgruppen existiert haben müssen. Damit würde sich nicht nur die Zahl der vergleichbaren Einheiten erhöhen, sondern auch die durchschnittliche Artenzahl bei den einzelnen Einheiten senken.

Ich habe eine Berichtigung der für die Acalyptraten entworfene Darstellung aber aus zwei Gründen unterlassen: Erstens ist über das Alter der monophyletischen Teilgruppen der Acalyptraten noch sehr viel weniger bekannt als bei den Säugetieren. Um hier weiterzukommen, genügt die Untersuchung der Bernsteinfauna allein nicht. Man wird vor allem eine Analyse der geographischen Verbreitung heranziehen müssen. Zweitens würde sich die „Berichtigung“ der Artenzahlen für die einzelnen Arten in den Fehlergrenzen halten, die dadurch gegeben sind, daß die Zahl der rezenten beschriebenen Arten bis jetzt in vielen Fällen nur durch ziemlich rohe Schätzung bekannt ist, und daß vor allem die Zahl der tatsächlich existierenden rezenten Arten bisher nur sehr unvollkommen bekannt ist. Man kann erwarten, daß die Zahl der tatsächlich existierenden Arten zwei- oder dreimal so hoch ist wie die Zahl der bis jetzt beschriebenen.

Es kommt aber noch ein weiterer Grund hinzu, der es verbietet, den Vergleich zwischen Säugetieren und Acalyptraten zu weit zu treiben. Daß gerade die Acalyptraten herangezogen wurden, hat ja nur den zufälligen Grund, daß sie der Gegenstand der vorliegenden Arbeit bilden. Wenn man aber mit Erfolg einen Vergleich zwischen den Säugetieren im ganzen und einer Dipterengruppe durchführen will, so müßte es eine Gruppe gleichen Alters sein. Wahrscheinlich hat es in der oberen Kreide eine Art gegeben, von der alle rezenten Säugetiere oder mindestens (die Einschränkung ist nicht sehr wichtig) alle rezenten Placentalia abstammen. Wahrscheinlich hat es zur gleichen Zeit auch eine Art gegeben, von der alle Acalyptraten abstammen. Man darf aber vermuten, daß von ihr nicht nur die Acalyptraten, sondern alle Schizophora, vielleicht alle Cyclorrhapha abstammen. Wenn wir also eine Gruppe suchen, die wir mit der Gesamtentwicklung der Säugetiere seit der Existenz der Stammart aller ihrer rezenten Arten vergleichen wollen, müßten wohl die Cyclorrhapha oder die Schizophora, aber nicht die Acalyptratae für sich allein genommen werden.

Wir hätten dann nicht eine Gruppe von 12 000, sondern eine solche von vielleicht 30 000 Arten mit den Säugetieren zu vergleichen.

Leider fehlen alle Voraussetzungen dafür, einen Vergleich zwischen der Entwicklung aller Cyclorrhapha oder auch nur aller Schizophora seit ihrer Entstehungszeit mit derjenigen der Säugetiere durchzuführen. Unter Berücksichtigung der Erfahrungen, die an den Acalyptratae gewonnen werden konnten, und unter Abschätzung aller Fehlerquellen wird man aber die folgenden Aussagen wagen können:

1. Die rezenten Cyclorrhapha, vielleicht schon die Acalyptratae allein, dürften auf merklich zahlreichere Stammarten der Bernsteinzeit zurückzuführen sein als die Säugetiere. Mit anderen Worten: es dürften nicht unwesentlich mehr Cyclorrhaphen- (vielleicht sogar mehr Acalyptraten-) Arten der Bernsteinzeit zu Stammüttern rezenter Artengruppen geworden sein als Säugetierarten.
   Das muß nicht notwendigerweise heißen, daß ein höherer Prozentsatz der Säugetierarten der Bernsteinzeit ausgestorben ist ohne Nachkommen zu hinterlassen. Die Beobachtungen über die Merkmalsentwicklung bei den Cyclorrhapha (bzw. Acalyptratae) und den Säugetieren (siehe S. 16—24) spricht aber dafür, daß dies tatsächlich anzunehmen ist.
2. Die heute als „Familien“ bezeichneten Einheiten der Säugetiere sind durchschnittlich etwas jünger als die sogenannten Familien der Cyclorrhapha (insbesondere auch die der Acalyptratae).
3. Die Zahl der rezenten Arten, die aus e i n e r Art der Bernsteinzeit hervorgegangen sind, ist bei den Cyclorrhaphen (insbesondere bei den Acalyptraten) durchschnittlich höher als bei den Säugetieren. 97% der Säugetierfamilien und 75% der Acalyptratenfamilien umfassen nicht mehr als 170 Arten. Unter Berücksichtigung des etwas verschiedenen Familienalters und unter Berücksichti-

gung der Tatsache, daß die Zahl der rezenten Arten bei den Dipteren noch sehr unvollkommen bekannt ist, wird man doch annehmen dürfen, daß die Zahl der Arten, die seit der Bernsteinzeit aus einer Stammart hervorgegangen sind, in der Mehrzahl der Fälle bei den Cyclorrhapha nicht wesentlich mehr als fünfmal so groß ist wie bei den Säugetieren.

4. Sowohl bei den Säugetieren wie bei den Acalyptraten ist die Hauptmasse der Arten in einigen wenigen Familien konzentriert. Bei den Säugetieren umfaßt die artenreichste Familie (Muridae) 36%, bei den Acalyptratae (Trypetidae) 28% der bekannten Arten.
5. Wie hoch die Zahl der Arten ist, die seit der Bernsteinzeit aus einer Stammart maximal hervorgegangen sind, läßt sich leider nicht genau angeben, weil gerade für die artenreichen Familien nicht sicher ist, ob sie zur Bernsteinzeit bereits in Teilgruppen aufgespalten waren oder nicht. Die artenreichste Familie der Acalyptratae umfaßt zur Zeit doppelt so viele Arten wie die artenreichste Familie der Säugetiere. Man wird annehmen dürfen, daß auch die Maximalzahlen der Cyclorrhaphen die der Säugetiere um nicht mehr als das fünffache übertreffen.

Die letzten Punkte umfassen meines Erachtens die interessantesten Ergebnisse dieses Vergleichs zwischen Cyclorrhaphen und Säugetieren. Sie zeigen, daß in beiden Gruppen die Hauptmasse der rezenten Arten aus ganz wenigen Arten des Alttertiärs hervorgegangen sind. Bei beiden Gruppen gehören 50% der rezenten Arten zu nicht mehr als 3 Familien, die alle zu annähernd gleicher Zeit im Alttertiär entstanden sein dürften. Wahrscheinlich wird die Zukunft zeigen, daß die Zahl der Teilgruppen mit extrem hohen (d. h. den Durchschnitt um mindestens das Zehnfache übersteigenden) Artenzahlen bei den Cyclorrhaphen etwas höher ist als bei den Säugetieren.

Wesentlich scheint mir, daß der Unterschied in der Speziationsleistung seit dem Alttertiär zwischen den Cyclorrhapha (bzw. Acalyptratae) und den Säugetieren trotz des gewaltigen Unterschiedes in Bau und Lebensweise, der zwischen diesen beiden Gruppen besteht, verhältnismäßig gering ist — gering im Vergleich zu den Unterschieden, die zwischen gleichaltrigen Gruppen der Cyclorrhaphen bestehen, und gering auch im Vergleich zu den Unterschieden zwischen gleichaltrigen Gruppen der Säugetiere.

Der, wie mir scheinen will, überraschend geringe Unterschied zwischen Cyclorrhaphen und Säugetieren läßt sich wohl unschwer aus der verschiedenen Körpergröße und der verschiedenen Ausbreitungstüchtigkeit, die es den geflügelten Dipteren ermöglicht hat, Randkontinente und Inselgebiete zu einer Zeit zu erreichen, in denen diese den Säugetieren nicht mehr zugänglich waren, sowie aus einigen anderen leicht verständlichen Gründen erklären.

Es bleibt daher die Hauptaufgabe der Zukunft, festzustellen, welche Gründe den erfolgreichen Familien — soweit extrem hoher Artenreichtum als Maßstab für Erfolg angesehen werden kann — ihren Erfolg ermöglicht haben.

Der Vergleich zwischen Cyclorrhaphen und Säugetieren wäre unvollständig, wenn man nicht auch darauf hinweisen würde, daß die Säugetiere die einzige Gruppe eines Wirbeltierstammes sind, der seit dem Oberkarbon von anderen Gruppen getrennt ist. Insofern können sie nicht nur mit den Cyclorrhaphen, sondern etwa auch mit den holometabolen Insekten im ganzen verglichen werden, die etwa zur gleichen Zeit entstanden sein dürften. Die auffällige Tatsache, daß dann die mehrere hunderttausend Arten umfassenden Holometabola den 5000 Säugetierarten, die doch einen gleichalten Stamm repräsentieren, gegenüberstehen, erklärt sich bekanntlich dadurch, daß bei den holometabolen Insekten zahlreiche Teilstämme, die bereits im Paläozoikum und im frühen Mesozoikum entstanden sind, sich bis zur Gegenwart erhalten haben, während in dem Stamme, dem die Säugetiere angehören, fast alle Arten des Paläozoikums und des frühen Mesozoikums ausgestorben und alle rezenten Arten aus einer oder aus wenigen Arten der Kreidezeit entstanden sind.

Dieser Neubeginn in der Kreide scheint eine Eigentümlichkeit mindestens aller Landwirbeltiere, wahrscheinlich aller Wirbeltiere überhaupt, zu sein. Wie weit er auch bei den Insekten (im besonderen bei den Dipteren) eine Rolle spielt, das scheint mir eine höchst interessante Frage zu sein, auf die sich bisher kaum eine klare Antwort geben läßt. Die genauere Erforschung der Bernsteinfauna wird, für sich genommen, diese Antwort zwar auch nicht ermöglichen. Sie wird aber doch dazu beitragen, daß wir ihr näherkommen.

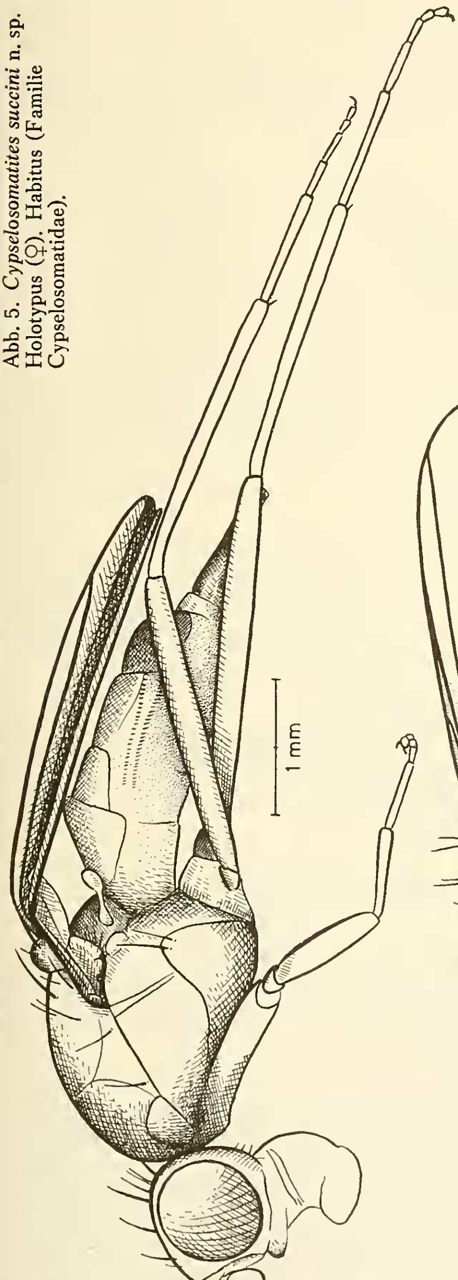


Abb. 5. *Cypselosomatites succini* n. sp. Holotypus (♀). Habitus (Familie Cypselosomatidae).

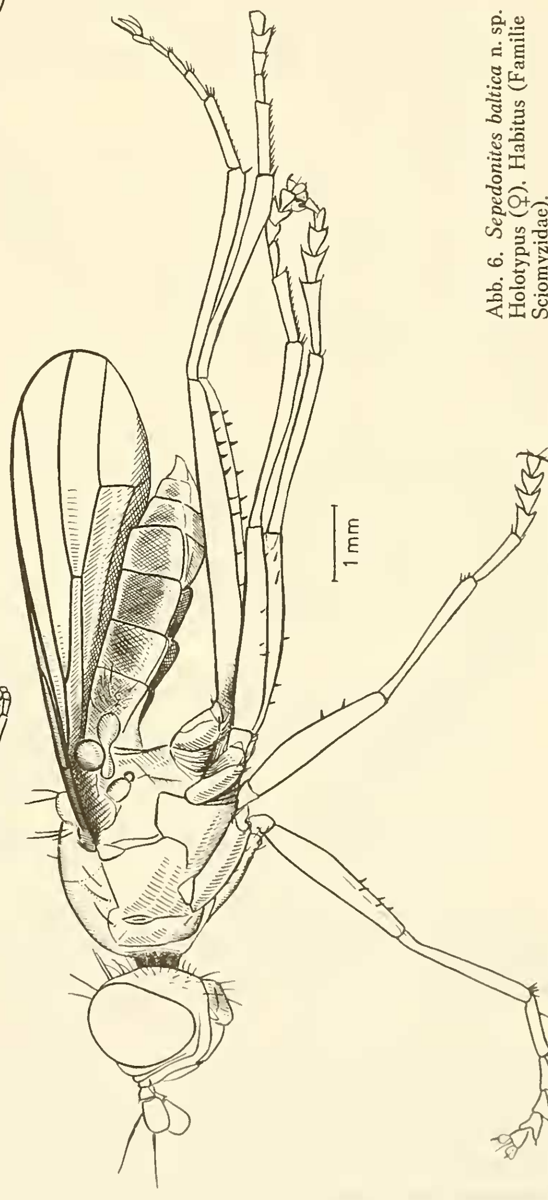


Abb. 6. *Sepedonites baltica* n. sp. Holotypus (♀). Habitus (Familie Sciomyzidae).

IV. Beschreibung der im Bernstein gefundenen Arten

Familie **Cypselosomatidae** (Micropezoidea)

Das nachstehend beschriebene Tier ist einer der erstaunlichsten und unerwartetsten Funde unter den Acalyptraten des Baltischen Bernsteins. Seine systematische Beurteilung wird durch die lange Legrohrscheide, zu der das 7. Abdominalsegment umgewandelt ist, bestimmt. Derartige Legrohrscheiden kommen nur bei den Micropezoidea, den Otitoidea, Pallopteridae, Lonchaeidae und bei den Agromyzidae vor. Nach der Gesamtheit seiner sonstigen Merkmale kann das Tier aber nur zu den Micropezoidea gehören. Mit den Arten dieser Familiengruppe stimmt es insbesondere im Habitus und in der Beborstung des Thorax überein. Körper (bes. Thorax) und Beine sind zwar nicht so auffällig verlängert wie etwa bei *Electrobata* (siehe S. 42), aber die habituelle Übereinstimmung mit den Micropezoidea ist doch größer als die mit irgendeiner anderen Acalyptratengruppe.

In einem ganz offensichtlich plesiomorphen Merkmal weicht aber das Tier aus dem Bernstein von fast allen bekannten rezenten und fossilen Micropezoidea ab: im Vorhandensein von 2 wohlausgebildeten Ozellarborsten. Bei fast allen Micropezoidea (d. h. bei den Micropezoidea s. str. sensu Hennig 1958) fehlen die Ozellarborsten völlig oder sie sind nur als ein Paar winzige, kaum erkennbare Börstchen vorhanden (*Metopochetus* aus Australien und *Calycopteryx* von Kerguelen: vgl. Hennig 1958, Fig. 35 und 37). Wohlentwickelte Ozellarborsten kommen nur bei den Cypselosomatidae vor (siehe Fig. 33 und 34 bei Hennig 1958). Mit dieser Familie stimmt das Tier aus dem Bernstein auch im Besitze von 4 wohlausgebildeten Frontorbitalborsten überein, von denen die vorderste nahe am Vorderrande der Stirn steht. Dieses Merkmal kommt, allerdings in nicht ganz so ursprünglicher Ausprägung, auch bei einigen anderen Micropezoidea (vgl. Fig. 35, 38, 40 bei Hennig 1958) vor.

Zu den Cypselosomatidae gehören nur 2 rezente, in verschiedenen Merkmalen ziemlich stark voneinander abweichende Arten, die von früheren Autoren zu verschiedenen Familien gestellt wurden. Erst 1958 habe ich sie in einer Familie (Cypselosomatidae) zusammengefaßt, und diese den Micropezoidea s. str. als Schwestergruppe gegenübergestellt. Als abgeleitete Grundplanmerkmale der Cypselosomatidae können angesehen werden:

1. Das Vorhandensein einer Costabruchstelle an der Mündung von sc.
   Dieses Merkmal ist allerdings bei *Formicosepsis* nicht ganz deutlich. Das liegt aber wohl daran, daß der Flügel dieser Gattung im Gebiet der sc und r_1 stark verändert ist. Er kann wohl sicher als Weiterbildung des Flügels von *Cypselosoma* angesehen werden (vgl. Fig. 42 und 43 bei Hennig 1958).
2. Das Vorhandensein von Vibrissen.
3. Fehlen von tb (Abschlußquerader der vorderen Basalzelle).
4. Verkürzung der Analader (cu_{1b} + 1a), die den Flügelrand nicht erreicht.
5. Fehlen des Endabschnittes von m_4 (zwischen tp und Flügelrand).

Dazu kommt noch das Vorhandensein zweier charakteristischer Borstenpaare im männlichen Postabdomen. Dieses Merkmal ist aber hier ohne Bedeutung, da das aus dem Bernstein vorliegende Tier ein Weibchen ist.

Von den aufgezählten 5 abgeleiteten Merkmalen ist bei der Art aus dem Baltischen Bernstein nur die Costabruchstelle (Merkmal 1) vorhanden. Das Fehlen der übrigen abgeleiteten Merkmale schließt aber nach der Theorie der phylogenetischen Systematik die Zugehörigkeit zu den Cypselosomatidae nicht aus. Die Tatsache, daß aus dieser Familie nur 2 ziemlich stark voneinander abweichende rezente Arten bekannt sind, die ausschließlich auf den indopazifischen Inseln verbreitet zu sein scheinen (Abb. 13), im Verein mit der Tatsache, daß den Cypselosomatidae mehr als 500 über die ganze Welt verbreitete Micropezoidea s. str. als Schwestergruppe gegenüberstehen, verleiht ihnen

den ausgesprochenen Charakter einer Reliktgruppe. Wenn wir nicht die unwahrscheinliche Annahme machen wollen, daß die abgeleiteten Merkmale der rezenten Cypselosomatidae in geschlossener Kombination auf einmal entstanden sind, müssen wir unter ihren Vorfahren Formen erwarten, bei denen nur erst das eine oder andere dieser abgeleiteten Merkmale vorhanden war, die übrigen aber noch fehlten. Genau das finden wir bei *Cypselosomatites* aus dem Baltischen Bernstein.

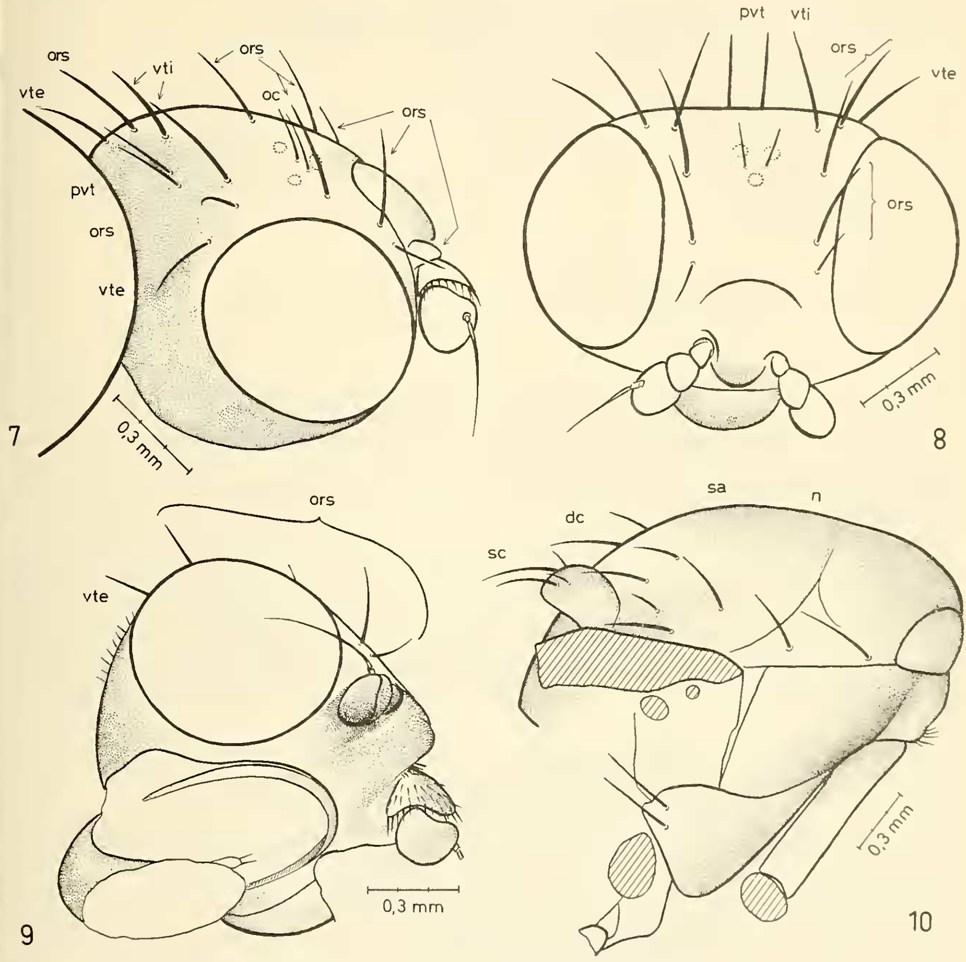


Abb. 7—10. *Cypselosomatites succini* n. sp. Holotypus (♀). Kopf: Stirnansicht (8), schräg von oben und hinten (7) und schräg von unten und hinten (9) gesehen. Thorax (10). Die Augenränder sind beim Holotypus praktisch nicht zu erkennen, so daß sie in den Zeichnungen (Abb. 7—9) wahrscheinlich nicht völlig korrekt dargestellt sind.

Die Annahme dürfte also gut begründet sein, daß *Cypselosomatites* zur Stammgruppe der Cypselosomatidae gehört. Bei ihr finden wir die relativ ursprünglichen Merkmale der rezenten Micropezoidea s. str. (Fehlen der Vibrissen, Vorhandensein der tb und des Endabschnittes von m_4, nicht verkürzte Analader) mit den ursprünglichen Merkmalen der rezenten Cypselosomatidae (Vorhandensein kräftiger Ozellarborsten, Ausbildung der Frontorbitalborsten) vereinigt. Außerdem teilt sie wenigstens ein abge-

leitetes Merkmal (Vorhandensein der Costabruchstelle) mit den rezenten Cypselosomatidae. Dieses Merkmal kommt zwar auch bei den Neriidae (Micropezoidea s. str.) vor, gehört aber nicht einmal zum Grundplan dieser Familie, geschweige denn zum Grundplan der Micropezoidea s. str. Zu den Neriidae kann *Cypselosomatites* nicht in genealogische Beziehungen gebracht werden, da hierzu allzu komplizierte Hilfshypothesen über die Merkmalsentwicklung bei den Micropezoidea aufgestellt werden müßten.

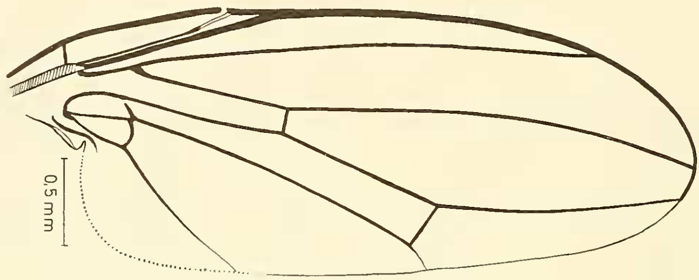


Abb. 11. *Cypselosomatites succini* n. sp. Holotypus (♀). Flügel.

Cypselosomatites succini **novum genus, nova spec.** (Abb. 5, 7—12)

Holotypus: 1 ♀ im geolog.-paläontolog. Institut der Universität Tübingen. Nr. Ar 1299/1.

Das Tier ist leider ziemlich schlecht erhalten. Das linke Auge ist durch ein ausgebrochenes Bernsteinstück beschädigt, so daß das Innere des Kopfes nach außen offen liegt. Luftblasen und Mazeration machen verschiedene Teile des Körpers schwer erkennbar. Man hat den Eindruck, daß das Tier erst post mortem im Bernstein eingebettet worden ist.

Der Kopf (Abb. 7—9) ist im Profil etwa so hoch wie lang. Augen rundlich. Die Umrißlinien der Augen sind aber praktisch nicht erkennbar, so daß in dieser Hinsicht vielleicht auch die Zeichnungen nicht völlig korrekt sind. Wangen und Backen sehr schmal. Vibrissen fehlen. Auf den Backen sind nicht einmal feine Härchen erkennbar. An Kopfborsten sind vorhanden: Lange und kräftige, fast parallele (ganz leicht divergierende) pvt, vte, vti, oc und 4 ors. Die oc sind beide nach oben, nicht nach vorn ge-

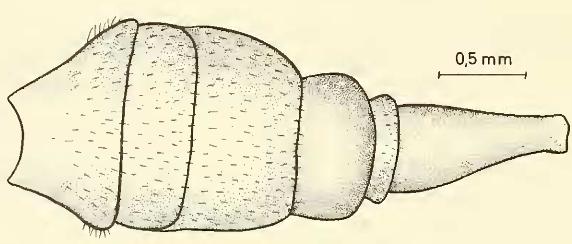


Abb. 12. *Cypselosomatites succini* n. sp. Holotypus (♀). Abdomen.

richtet. Es ist aber möglich, daß sie erst postmortal bei der Einbettung im Bernstein in diese Lage gebracht wurden. Die 3 oberen ors sind sehr lang und kräftig, die 4., vorderste, ist wesentlich kürzer und schmäler. Die oberste ors steht fast in gleicher Höhe mit der vti, die vorderste nahe dem Stirnvorderrande. Der Abstand zwischen der 3. und 4. (vordersten) ors ist wesentlich geringer als der zwischen den anderen ors. Auf der rechten Körperseite ist die vorderste ors nach vorn gerichtet. Man sieht aber deutlich, daß sie erst nachträglich umgefallen ist. Auf der linken Körperseite hat sie ihre normale Stellung behalten. Ozellen sehr schwer, Grenzen der Orbiten gar nicht erkennbar. Fühler

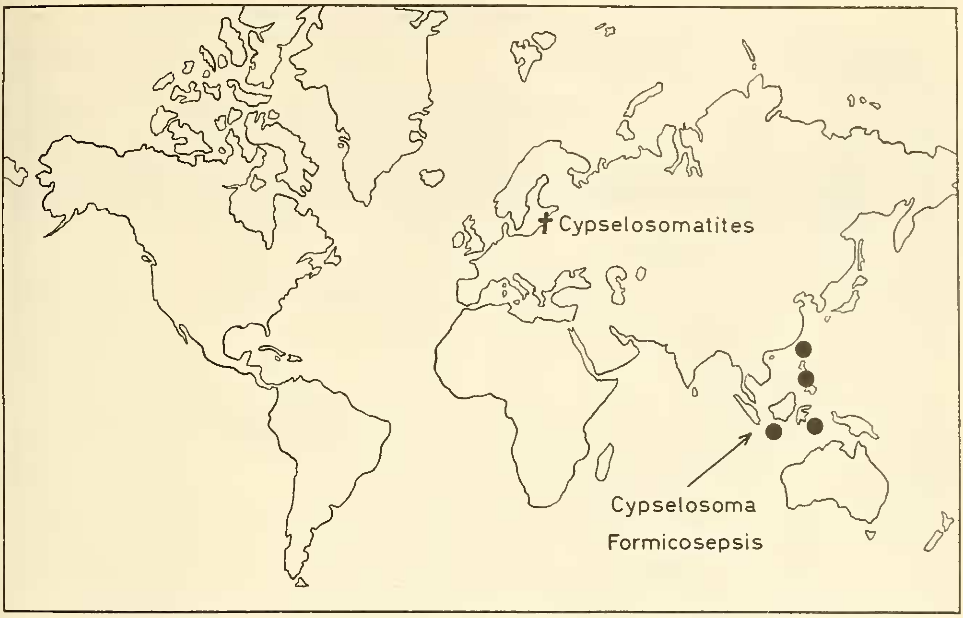


Abb. 13. Geographische Verbreitung der Familie Cypselosomatidae.

kurz, das 3. Glied nicht länger als breit. Die Fühlerborste ist ziemlich kurz und dünn, nackt. Die Fühlerwurzeln sind durch einen breiten Wulst getrennt. Sehr flache Fühlergruben sind vorhanden.

Thorax (Abb. 10) kürzer als z. B. bei *Electrobata.* Es sind vorhanden: 2 dc (vordere deutlich kürzer als die hintere), 2 n, 1 sa, 2 pa (die innere wesentlich kürzer und schwächer als die äußere), 2 (Paar) sc (die vordere wesentlich kürzer und schwächer als die apikale). Nur die Sternopleura trägt in der Nähe des hinteren Oberrandes 2 lange und kräftige Borsten.

Im Flügel (Abb. 11) ist an der Mündung von sc eine deutliche Costabruchstelle vorhanden. Der Endabschnitt von sc ist ziemlich blaß. Die tb ist vorhanden, aber vor ihrer Vereinigung mit m_1 unterbrochen. Sie steht fast in einer Linie mit cu_{1b}. Vielleicht können diese beiden Besonderheiten schon als erster Schritt zur Rückbildung der tb angesehen werden. Die Abschlußquerader der Analzelle (cu_{1b}) ist deutlich konvex (im Gegensatz zu den meisten bekannten Micropezoidea, aber in Übereinstimmung mit *Cypselosoma*). Die Analader (cu_{1b} + 1 a) erreicht den Flügelrand. Ihr Endabschnitt ist jedoch blaß. Die Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 konvergieren deutlich. Das ist auch für die rezenten Cypselosomatidae charakteristisch, kommt aber auch bei vielen anderen Micropezoidea (z. B. bei *Electrobata*) vor.

Im Abdomen bildet das 7. Segment eine lange, geschlossene Legrohrscheide. Das 6. Tergit ist sehr schmal. Die Längenverhältnisse der übrigen Tergite sind aus der Abbildung 12 zu ersehen.

Beine lang und dünn. Das 1. Glied (Metatarsus) der Mittel- und Hintertarsen ist viel länger als die übrigen Tarsenglieder. Dörnchen sind auf der Hinterseite der Hinterschienen nicht erkennbar.

Körperlänge (ohne Legrohrscheide) etwa 5,2 mm.

Es wäre höchst interessant, das ♂ dieser Art kennenzulernen.

Familie **Calobatidae** (= Trepidariidae; Micropezoidea s. str.)

Das Vorkommen der Micropezoidea s. str. im Baltischen Bernstein ist seit langem bekannt.

Aus dem Namen möchte man schließen, daß die von Presl 1822 beschriebene *Musca longipes* (nec *Musca longipes* Scopoli 1763) eine der im folgenden unter dem Gattungsnamen *Electrobata* beschriebenen Arten gewesen ist. Ohne die Typen, die anscheinend nicht erhalten sind, läßt sich das aber nicht klären. Später erwähnte Loew (1850) 2 Arten der Gattung „*Calobata*", ohne sie zu beschreiben. Schließlich beschrieb Meunier (1909) eine Art unter dem Namen *Calobata tertiaria.* Mit dem Gattungsnamen *Calobata* wurden aber früher rezente Arten bezeichnet, die zu 2 verschiedenen Familien, Calobatidae und Taeniapteridae, gehören.

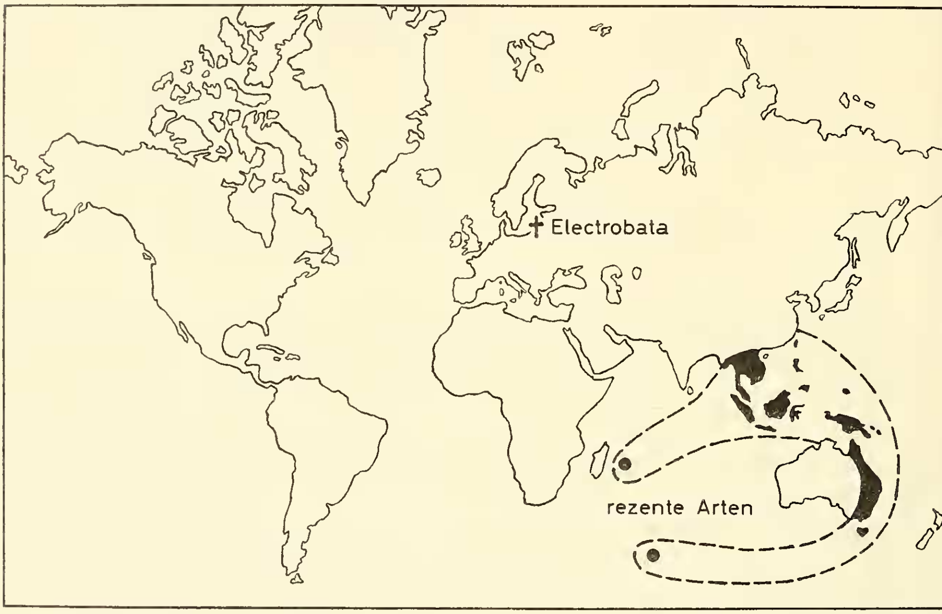


Abb. 14. Geographische Verbreitung der Tribus Eurybatini (Fam. Calobatidae). Die Tribus ist als monophyletische Gruppe nicht sicher begründet. Wahrscheinlich gehören einige der australisch-tasmanischen Arten und *Calycopteryx* von den Kerguelen nicht dazu. Siehe Text S. 40.

Mit Hilfe der nachstehend beschriebenen Exemplare ist es zum ersten Male möglich, die genauere systematische Stellung der im Bernstein vorkommenden Micropezoidea s. str. zu klären. Sie besitzen die diagnostischen Merkmale der Familie Calobatidae. Leider ist aber gerade dies die einzige Familie, deren Monophylie nicht mit Sicherheit feststeht. Die übrigen Familien, Taeniapteridae, Micropezidae und Neriidae, sind alle durch eindeutige apomorphe Merkmale als monophyletische Gruppen gut begründet. Aber in der Familie Calobatidae sind zur Zeit alle diejenigen Arten zusammengefaßt, denen die abgeleiteten Merkmale der anderen Familien fehlen. Obwohl also streng genommen mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß die Calobatidae eine auf Symplesiomorphie begründete paraphyletische Gruppe sind, sprechen gewichtige Gründe, die sich u. a. aus dem Verbreitungsbilde der Micropezoidea ergeben, dafür, daß wenigstens die Hauptmasse der in der Familie Calobatidae vereinigten Arten doch eine monophyletische Gruppe bildet. Möglicherweise sind aus dieser nur einige papuanisch-australische Formen (*Metopochetus* ? u. a. ?), die noch Rudimente der Ozellarborsten besitzen, und die flügellose, auf das Kerguelen-Gebiet beschränkte Gattung *Calycopteryx* auszuschließen. Bei den Bernsteinfossilien (Gattung *Electrobata*) fehlt

jede Spur der Ozellarborsten. Sie dürften wirklich zu der die Hauptmasse der Calobatidae umfassenden monophyletischen Einheit gehören. FREY (1958) unterscheidet bei den Calobatidae (von ihm „Calobatinae" genannt) 2 Tribus: Calobatini und Eurybatini. Aber nur die Calobatini sind durch apomorphe Merkmale als monophyletische Gruppe gut begründet. Sie sind auf die holarktische Region beschränkt. Zu ihnen gehören die Fossilien aus dem Bernstein nicht. Diese haben vielmehr die diagnostischen Merkmale der Eurybatini. Für die Eurybatini gilt aber innerhalb der Calobatidae dasselbe wie für diese Familie im Rahmen der Micropezoidea s. str.: ihre diagnostischen Merkmale sind ausschließlich plesiomorph. Auch die Eurybatini sind möglicherweise eine paraphyletische Gruppe, in der einige Gattungen mit den Calobatini näher verwandt sind als andere. Insbesondere läßt sich für die Bernsteinformen *(Electrobata)* die Möglichkeit nicht ausschließen, daß sie in die Stammgruppe der Calobatidae gehören, daß sie also trotz ihrer formalen Übereinstimmung mit den rezenten Eurybatini mit diesen nicht näher verwandt sind als mit den Calobatini. In einem direkten Vorfahrenverhältnis zu rezenten Arten dürften die fossilen *Electrobata*-Arten nicht stehen. Diese Möglichkeit wird durch das Fehlen bzw. die schwache Ausbildung der tb, bei *E. myrmecia* außerdem durch das Fehlen der äußeren Vertikalborsten (vte) ausgeschlossen. *Electrobata* dürfte im wahren Sinne ausgestorben sein, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Diejenigen rezenten Arten, die dieser Gattung am ähnlichsten geblieben sind (Tribus Eurybatini sensu FREY), von denen aber (noch ?) nicht mit Sicherheit behauptet werden kann, daß sie phylogenetisch mit ihr näher verwandt sind als die holarktische Gattung *Calobata* (einzige Gattung der Calobatini), leben heute fast ausschließlich in der orientalischen Region (Abb. 14).

Die Frage, inwieweit die Calobatidae zur Bernsteinzeit bereits in Teilgruppen aufgespalten waren, läßt sich mit Hilfe der Gattung *Electrobata* leider nicht beantworten. Sie unterstützt aber die aus anderen Gründen wahrscheinliche Annahme, daß es zur Bernsteinzeit bereits alle Familien der Micropezoidea als selbständige Gruppen gegeben hat.

Gattung *Electrobata* novum genus

Species typica: *E. myrmecia* n. sp.

Die Notwendigkeit, für die aus dem Bernstein bekannten Calobatidae eine neue Gattung zu errichten, ergibt sich entsprechend den S. 15 entwickelten Grundsätzen weniger aus der Größe der Unterschiede, die sie von den rezenten Gattungen unterscheiden, als durch die Tatsache, daß sich engere phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen zu keiner bestimmten rezenten Gattung nachweisen lassen. Zur formalen Begründung der Gattung *Electrobata* kann angegeben werden: Ein Bestimmungsversuch mit Hilfe der für die rezenten Gattungen vorliegenden Bestimmungstabellen führt auf die Gattung *Crepidochetus* (nach der Tabelle bei HENNIG 1935, p. 295) bzw. auf *Cothornobata* (nach der Tabelle bei FREY 1958, p. 45) oder auf die Gattungsgruppe *Trepidarioides* — *Cothornobata* — *Metopochetus* (nach der Tabelle bei STEYSKAL 1952, p. 173). Von allen diesen Gattungen unterscheidet sich *Electrobata* aber durch das Fehlen der für jene charakteristischen Sondermerkmale: Von *Crepidochetus* unterscheidet sie das Fehlen der Verdickung an der Basis der Mittel- und Hinterschenkel und der nur verhältnismäßig kurze Einschnitt am Hinterrande der männlichen Kopulationsgabel, von *Metopochetus* das Fehlen der langen Behaarung auf der Fühlerborste und das Fehlen der Ozellarborsten, von *Trepidarioides* das Vorhandensein von mehr als einer deutlichen Frontorbitalborste und von *Cothornobata* und *Trepidarioides* schließlich die sehr einfach gebaute, kurze Kopulationsgabel des Männchens (soweit diese bekannt ist).

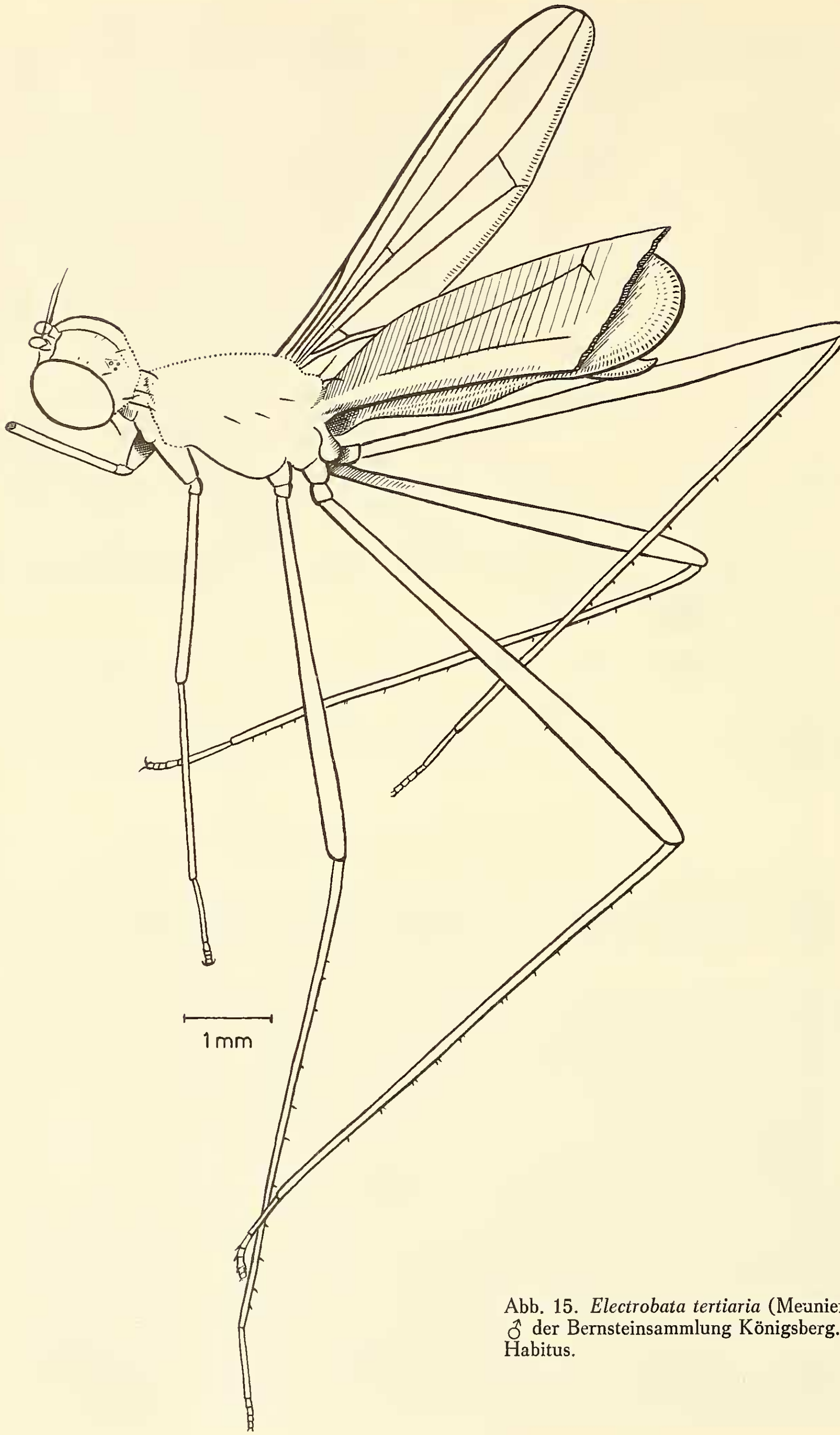


Abb. 15. *Electrobata tertiaria* (Meunier). ♂ der Bernsteinsammlung Königsberg. Habitus.

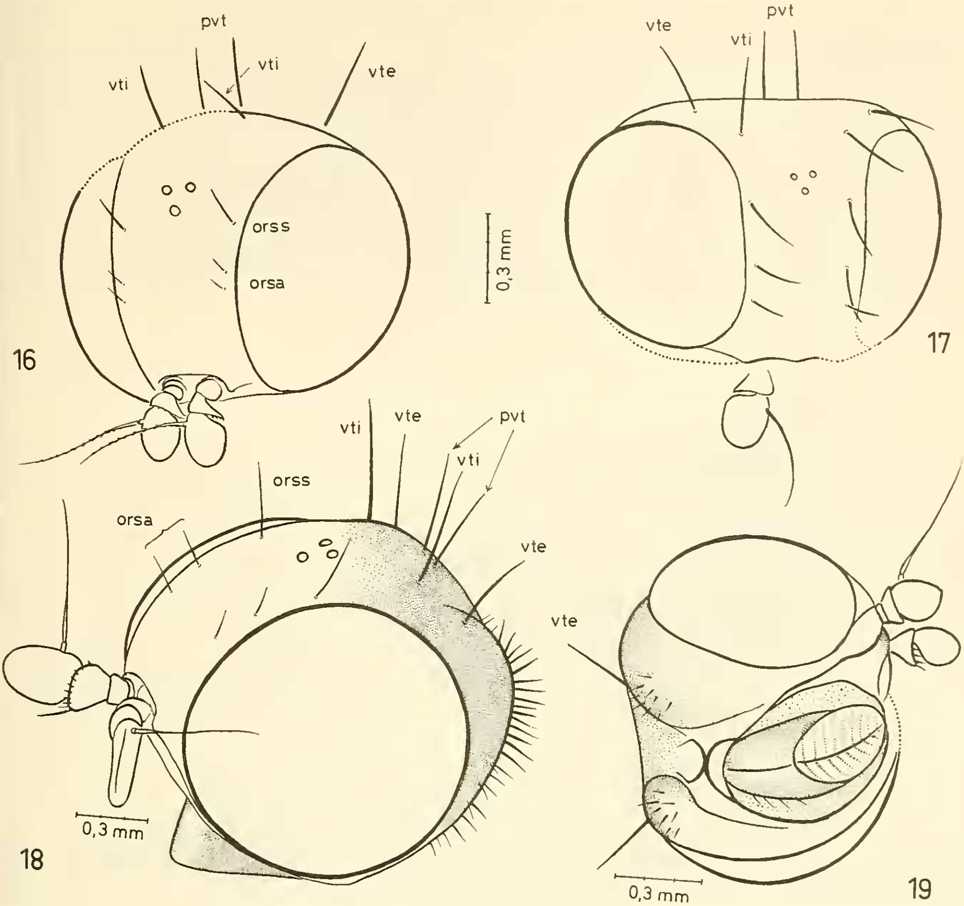


Abb. 16—19. *Electrobata tertiaria* (Meunier), Kopf. 16: ♂ der Bernsteinsammlung Königsberg; 17: ♀ Nr. α 484 der Bernsteinsammlung Königsberg; 18: Exemplar Nr. 1215 (Geschlecht unbekannt) der coll. Scheele, Hamburg; 19: ♂ der Bernsteinsammlung Königsberg.

1. *Electrobata tertiaria* (Meunier) (Abb. 15—30)

1909 Meunier, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 32, p. 265: *Calobata*

Vorliegendes Material:

1 ♂ (ohne Nummer), mit der von Meunier stammenden handschriftlichen Bemerkung: „Acalyptéra, Tanypezinae, *Calobata tertiaria* Meun., Université de Königsberg." Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

1 ♀ (ohne Nummer) mit der von Meunier stammenden handschriftlichen Bemerkung: „Acalyptéra (très altéré), Université de Königsberg." Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

1 ♀ (Nr. α 484) ohne Beschriftung. Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

1 ? (Nr. 1215) ohne Beschriftung. Geolog.-paläontolog. Institut der Universität Hamburg (coll. Scheele).

Keines der angeführten Exemplare gehört zu den von Meunier in seiner Beschreibung angeführten Typen. Meunier hatte angegeben, daß ihm 3 Weibchen mit den Nummern 1927, 332 und 227 vorlagen. Keines dieser Exemplare konnte bisher aufgefunden werden. Es ist daher nicht einmal sicher, ob die nachstehend beschriebenen Exemplare, oder wenigstens eines von ihnen, wirklich zu der von Meunier beschriebenen Art gehören. Seine Beschreibung ist so nichtssagend, daß es unmöglich ist, danach eine Ent-

scheidung zu treffen. Leider läßt sich nicht einmal mit Sicherheit sagen, ob die erwähnten Exemplare alle zu einer oder zu mehreren Arten gehören. Es ist daher nötig, sie im folgenden einzeln zu beschreiben. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß das ♀ mit der Nummer α 484 (Königsberg) zu einer anderen Art gehört als die übrigen Exemplare. Es unterscheidet sich durch die Zahl der Dorsozentralborsten (vielleicht auch durch den Besitz lateraler Scutellarborsten) von den übrigen Exemplaren. In der Beinfärbung scheint es mindestens von dem Exemplar Nr. 1215 (Hamburg) verschieden zu sein. Ob die übrigen Exemplare der beiden Geschlechter ein und derselben Art sind, ist ebenfalls nicht zu entscheiden. Wenn das der Fall sein sollte, dann wäre mindestens im Flügel (Ausbildung der tb und des Axillarlappens) ein bemerkenswerter Sexualdimorphismus vorhanden, von dem mir bei rezenten Arten nichts bekannt ist.

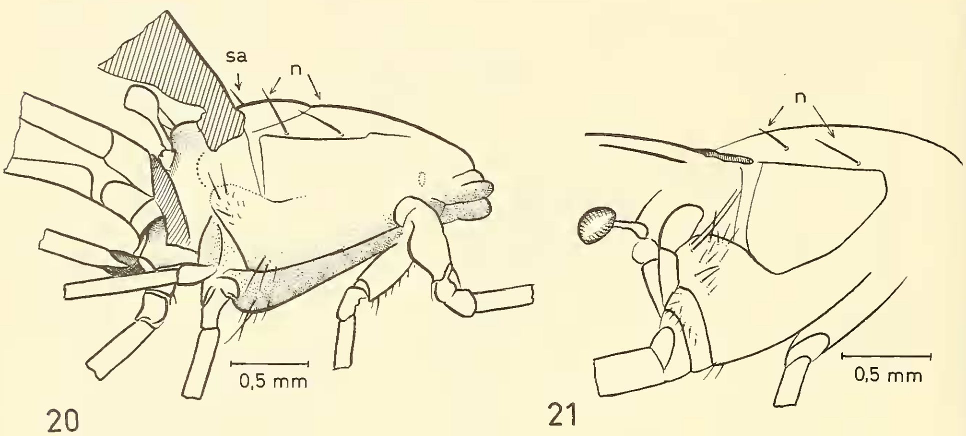


Abb. 20 und 21. *Electrobata tertiaria* (Meunier). Thorax, Seitenansicht. 20: ♂ der Bernsteinsammlung Königsberg. Die Grenzen der Pleuralsklerite sind hier nicht deutlich. Die Behaarung der Sternopleura wurde nach der linken Körperseite eingezeichnet. 21: ♀ Nr. α 484 der Bernsteinsammlung Königsberg.

Die Frage, ob eine oder mehrere Arten zu unterscheiden sind, ist für die Deutung der Fossilien hinsichtlich ihrer Verwandtschaft mit den rezenten Arten völlig bedeutungslos. Wegen der Dürftigkeit der Beschreibung Meuniers läßt sich auch nicht mit Sicherheit entscheiden, welcher Art der Name Meuniers zuzusprechen ist. Spräche man ihn (etwa auf Grund der Angabe Meuniers bei dem ♂ aus Königsberg) der falschen Art zu, dann würden sich nach eventueller Auffindung der Typen Meuniers unter Umständen verwirrende Umbenennungen notwendig machen. Daher begnüge ich mich damit, alle Exemplare unter dem Namen *tertiaria* Meunier anzuführen, der aber vielleicht ein Sammelname für mehrere Arten ist.

♂ (ohne Nummer, Sammlung Königsberg).

Kopf (Abb. 16, 19) nicht verlängert. Augen rundlich. Backen linienartig schmal. Fühlerborste praktisch nackt (kaum erkennbar pubeszent). Kräftige, nahezu parallele pvt, vte, vti und 3 ors sind vorhanden. Die obere (orss) ist deutlich länger und kräftiger als die beiden vorderen (orsa), die näher beieinander stehen, und von ihnen durch eine verhältnismäßig breite Lücke getrennt. Sämtliche Frontorbitalborsten (ors) stehen in der Nähe des Augenrandes. Die Scheitelplatten sind also ebenso wenig vom Augenrande abgetrennt wie bei allen rezenten Calobatidae.

Thorax (Abb. 20) mit 2 n, 1 sa, 1 pa, 1 dc und 2 (Paar) sc. Am hinteren oberen Rande der Sternopleura sind 2 ziemlich lange und kräftige Sternopleuralborsten vorhanden. Darunter ist die Sternopleura kurz behaart.

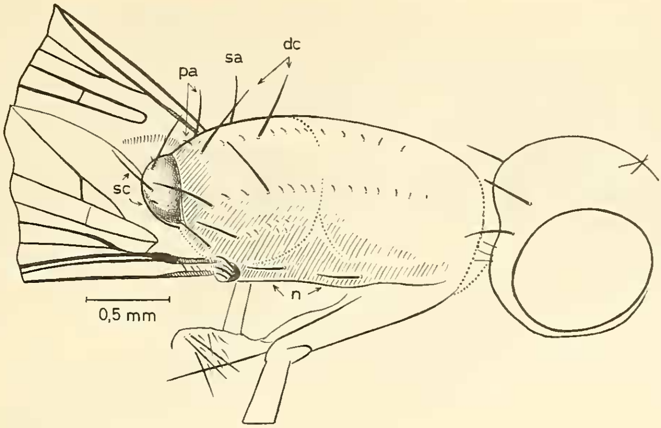
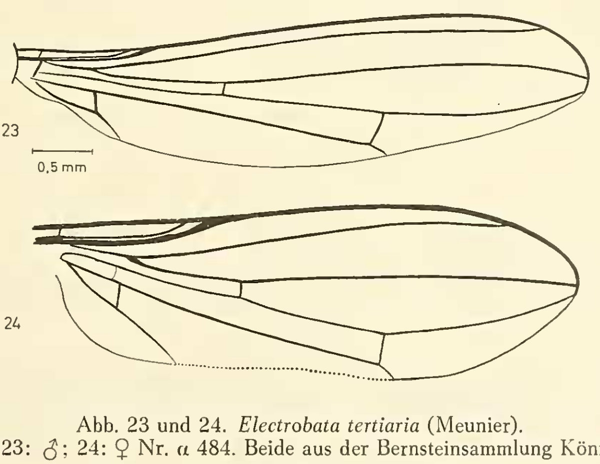


Abb. 22. *Electrobata tertiaria* (Meunier). Thorax schräg von oben.
Die rechte innere pa ist verdeckt. ♀ Nr. α 484 der Bernsteinsammlung Königsberg.

Der Flügel (Abb. 23, 25) ist schmal. Ein deutlicher Axillarlappen ist nicht entwickelt, und auch die Alula ist sehr schmal. Costa ohne Bruchstellen. Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 deutlich konvergierend. Analzelle kurz, cu_{1b} wenig schräg gestellt, gerade. Die Analader (cu_{1b} + 1 a) erreicht den Flügelrand nicht; sie ist nicht mehr als 1½mal so lang wie die cu_{1b}. Obwohl die Basalregion des Flügels an Klarheit nichts zu wünschen übrig läßt, ist keine Spur der proximalen Querader (tb) zu erkennen. Vordere Basal- und Diskoidalzelle also nicht getrennt.

23



24

Abb. 23 und 24. *Electrobata tertiaria* (Meunier).
Flügel. 23: ♂; 24: ♀ Nr. α 484. Beide aus der Bernsteinsammlung Königsberg.

Alle Schenkel und Schienen (Abb. 15) lang und gleichmäßig schlank. Schenkel unterseits nicht auffallend bedörnelt. Schienen am Hinterrande mit Dörnchen.

Kopulationsgabel (5. Abdominalsternit; Abb. 26, 27) kurz, ungestielt, am Hinterrande mit einem dreieckigen Ausschnitt. Die beiden kurzen und breiten Seitenarme mit je 2 an der Basis gebogenen, dicht nebeneinander stehenden langen Borsten.

Körperlänge etwa 8 mm, Flügellänge etwa 4,6 mm.

♀ (ohne Nummer, Bernsteinsammlung Königsberg).

Das Exemplar ist sehr schlecht erhalten. Das Bernsteinstück, in dem es eingebettet ist, hat einen mitten durch das Tier hindurchgehenden Spalt; die ganze Dorsalseite der Abdominalbasis und Teile der rechten thorakalen Pleuren fehlen. Man hat den Ein-

druck, daß das Tier erst post mortem und bereits beschädigt, im Bernsteinharz eingebettet worden ist. Die Körperoberfläche ist teilweise mit einer feinen, nicht zusammenhängenden Luftschicht überzogen. Das Chitin der Körperwand ist nur zum Teil erhalten; dazwischen sind Teile offenbar nur als Abdruck des Körpers vorhanden, an dem aber auch die feinsten Härchen erkennbar sind.

Von den Kopfborsten sind nur pvt, vti, vte und 1 ors (orss) erhalten. Es ist aber möglich, daß kurze Stümpfe der 2 vorderen Frontorbitalborsten (2 orsa) erhalten sind. Mit Sicherheit ist das nicht erkennbar. Die Fühler weichen nicht von der beim ♂ gegebenen Beschreibung ab.

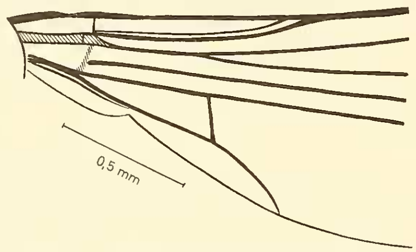


Abb. 25. *Electrobata tertiaria* (Meunier).
Flügelbasis. ♂ der Bernsteinsammlung Königsberg.

Thorakalborsten genau wie beim ♂ beschrieben. Im besonderen ist, wie bei diesem, nur 1 Paar dc vorhanden. Die Beborstung der Sternopleura ist nicht zu erkennen, da sie auf der rechten Körperseite mit dem oberen Teil der Sternopleura fehlt und auf der linken Körperseite durch weißliche Trübungen und Luftblasen verdeckt ist. Im Flügel ist deutlich zu erkennen, daß ähnlich wie bei dem nachstehend beschriebenen ♀ und abweichend vom ♂ eine lange Analader (cu_{1b} + 1 a) und eine deutliche tb vorhanden sind. Die tb liegt genau über der cu_{1b}.

Das 7. Abdominalsegment bildet eine kegelförmige Legrohrscheide (Abb. 28), die vor dem freien Ende auf der Ventralseite 2 kurze Börstchen zu besitzen scheint.

Dörnchen sind auf der Hinterseite der Hinterschiene nicht mit Sicherheit zu erkennen.

♀ (Nr. α 484, Bernsteinsammlung Königsberg).

Bei diesem ♀ sind wie beim ♂ und wie bei dem nachstehend beschriebenen Tier aus Hamburg 2 vordere Frontorbitalborsten vorhanden. Diese sind ziemlich kräftig entwickelt (Abb. 17); die vordere ist ein wenig kürzer und schwächer als die hintere.

Auf dem Thorax sind, abweichend von allen anderen mir bekannten Exemplaren, 2 Paar gleichlange und gleichkräftige dc vorhanden (Abb. 21, 22). Sie stehen in je einer Reihe leicht verlängerter, aufgerichteter Börstchen. Neben den beiden langen und kräftigen apikalen Scutellarborsten (sc) ist jederseits ein sehr kurzes Börstchen vorhanden. Diese Börstchen sind wahrscheinlich als Rudimente eines Paares lateraler Scutellarborsten zu deuten. Thorakalborsten sonst wie beim ♂ beschrieben.

Im Flügel (Abb. 24) ist, wie bei dem vorstehend beschriebenen ♀ und abweichend vom ♂, der Axillarlappen gut ausgebildet und die Analader (cu_{1b} + 1 a) etwa $2^1/_2$mal so lang wie cu_{1b}. Außerdem ist, ebenfalls abweichend vom ♂ und übereinstimmend mit dem vorstehend beschriebenen ♀ eine deutliche, wenn auch nur schwach ausgebildete tb vorhanden.

Die Legrohrscheide ist nicht deutlich zu erkennen, weicht aber anscheinend in Länge und Form nicht von der des vorstehend beschriebenen ♀ ab.

Auf der Hinterschiene sind kräftigere Dörnchen ebensowenig zu erkennen wie beim vorstehend beschriebenen ♀. Deutlich ist an den Mittel- und Hinterschenkeln ein breiter

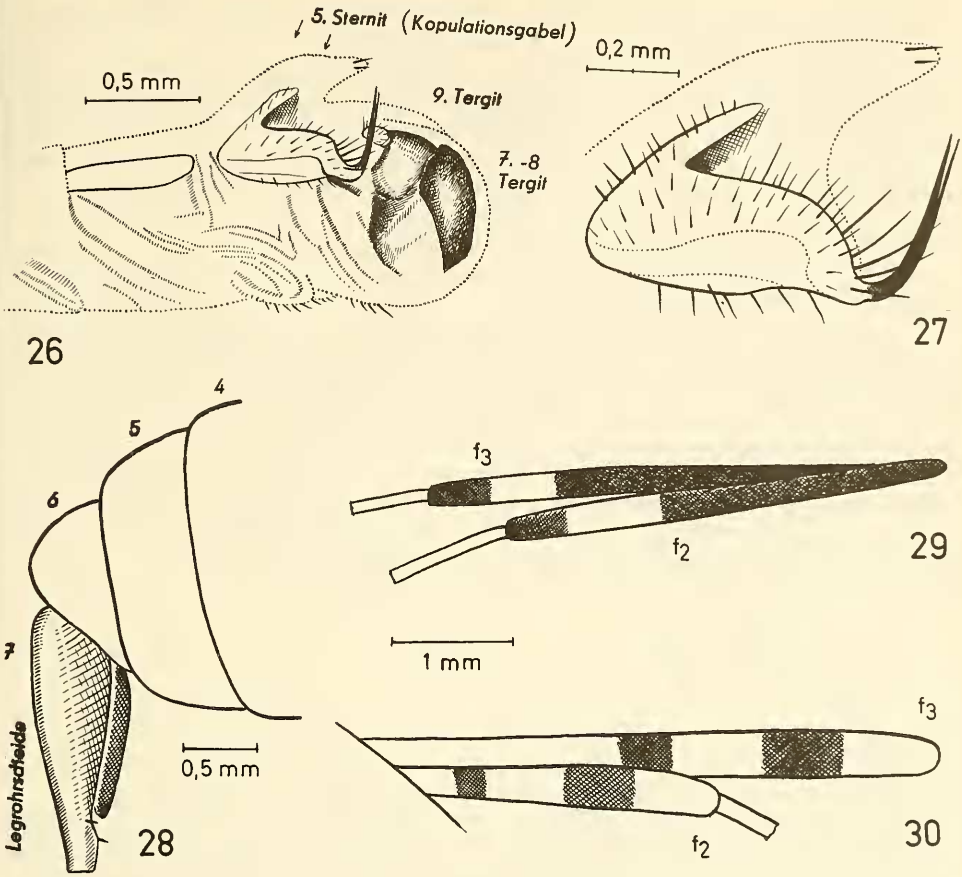


Abb. 26—30. *Electrobata tertiaria* (Meunier). 26: Endsegmente des Abdomens, ♂ der Bernsteinsammlung Königsberg. 27: Kopulationsgabel (5. Abdominalsternit) desselben Tieres, stärker vergrößert. 28: Endsegmente des weiblichen Abdomens mit Legrohrscheide. Auf der Innenseite der Legrohrscheide ein Fremdkörper, der sie leicht deformiert zu haben scheint. ♀ ohne Nummer der Bernsteinsammlung Königsberg. 29: Mittel- und Hinterschenkel des ♀ Nr. α 484 der Bernsteinsammlung Königsberg. 30: Mittel- und Hinterschenkel des Exemplares Nr. 1215 (Geschlecht unbekannt) der coll. Scheele (Hamburg).

heller (gelblicher) Subapikalring zu erkennen (Abb. 29). Ob auch ein ähnlicher heller Subbasalring vorhanden war, ist nicht mit Sicherheit festzustellen.

Exemplar (Geschlecht ?) Nr. 1215, Geolog.-paläontologisches Staatsinstitut Hamburg (coll. Scheele).

Das Exemplar ist ziemlich schlecht erhalten. Die letzten Segmente des Abdomens fehlen, so daß auch das Geschlecht nicht mit Sicherheit festzustellen ist. Die ganze rechte Seite des Thorax und des Abdomens sind aufgerissen und fehlen. Der linke, einzige erhaltene Flügel ist so gefaltet und, im Distalabschnitt, verwickelt, daß vom Geäder fast nichts erkennbar ist.

Beborstung des Kopfes (Abb. 18) und des Thorax ähnlich wie bei dem an 1. Stelle beschriebenen ♂. Insbesondere ist nur 1 dc vorhanden. Auf dem Schildchen ist keine Spur lateraler Scutellarborsten erkennbar. Die Sternopleura und ihre Beborstung sind nicht zu erkennen: auf der rechten Körperseite fehlt die Sternopleura, auf der linken ist sie durch eine Luftblase verdeckt.

Im Flügel scheint die Spur einer tb erkennbar zu sein. Der die Analzelle enthaltene Teil des Flügels ist leider ganz umgeschlagen und verdeckt.

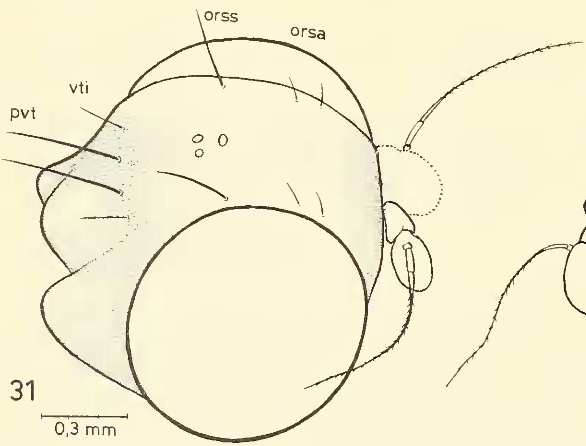
Verhältnismäßig gut ist die Zeichnung der Beine zu erkennen (Abb. 30). Die Mittel- und Hinterschenkel scheinen überwiegend hell zu sein und einen braunen Submedian- und Subapikalring zu besitzen. Die Schenkelspitze selbst ist hell. An den Vordertarsen scheint das 1. Glied (Metatarsus) und die Basalhälfte des 2. hell zu sein. Dunkel sind die Spitze des 1., die Distalhälfte des 2. und alle folgenden Tarsenglieder.

2. *Electrobata myrmecia* **nova spec.** (Abb. 31—37).

Holotypus: 1 ♀ (Nr. 19114, Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt am Main, paläontologische Abteilung).

Paratypus: 1 ♀ (Nr. Ar 1299/2, geolog.-paläontologisches Institut der Universität Tübingen).

Die beiden Exemplare sind nicht sehr gut erhalten. Sie sind aber deswegen besonders interessant, weil sie mit Sicherheit beweisen, daß im Bernsteinwalde mehrere Arten der Calobatidae gelebt haben. Sie gehören mit Sicherheit nicht zur gleichen Art wie irgendeines der vorstehend unter dem Namen *E. tertiaria* (Meun.) beschriebenen Exemplare, die ihrerseits wahrscheinlich schon zu verschiedenen Arten gehören. Ob beide Exemplare zu ein und derselben Art gehören, läßt sich angesichts der vorhandenen ziemlich geringfügigen Unterschiede nicht mit Sicherheit sagen. Für die Artfrage gilt hier aber dasselbe, was bei *Electrobata tertiaria* darüber gesagt wurde.



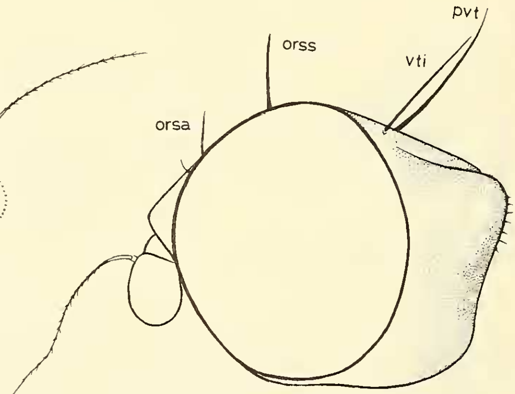
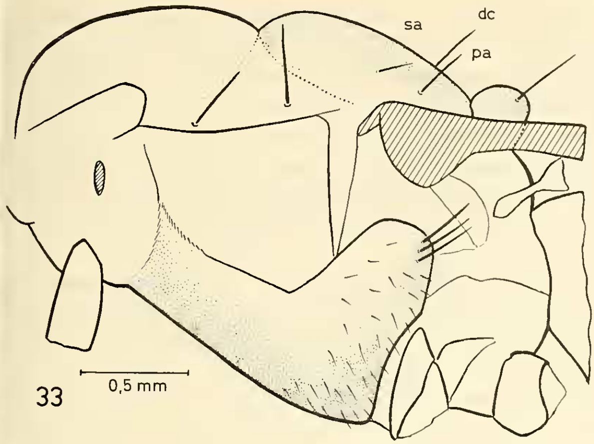


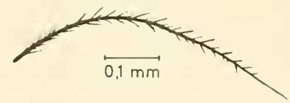
Abb. 31 und 32. *Electrobata myrmecia* n. sp. ♀. 31: Kopf des Holotypus schräg von oben. 32: Kopf im Profil. Um eine Zeichnung zu sparen, ist hier in den Kopfumriß des Holotypus, mit dem der Kopfumriß des Paratypus genau übereinstimmt, die Beborstung des letzteren eingezeichnet, und zwar die der rechten Körperseite, spiegelbildlich kopiert. Der Maßstab ist in beiden Abbildungen derselbe.

Das augenfälligste Merkmal der Art sind die beiden Höcker, in die der Hinterkopf jederseits ausgezogen ist (Abb. 32). Auch in der Mitte ist der Hinterkopf etwas ausgezogen, so daß der ganze Kopf, von der Dorsalseite gesehen, in 3 deutliche Höcker ausläuft (Abb. 31). Dadurch ähnelt der Kopf etwas demjenigen von *Mimomyrmecia tesselata* Frey (vgl. Fig. 2, p. 44, bei Frey 1958). Bei dieser Art aber ist der mittlere Höcker in der Mitte ausgerandet. Außerdem weicht *E. myrmecia* in der Stellung der pvt und im Fehlen der vte ab. Nach Steyskal (1952) gehört *Mimomyrmecia* zu den Taeniapteridae, während *E. myrmecia* zweifellos, wie die unter dem Namen *E. tertiaria* beschriebenen Exemplare, zu den Calobatidae gehört.

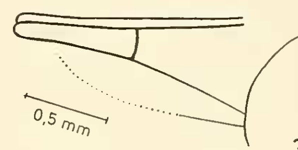
Die Fühlerborste (Abb. 35) ist deutlich etwas länger behaart als bei *E. tertiaria.* Stirn (Abb. 31) mit parallelen pvt, vti, 1 verhältnismäßig langen orss und 2 kurzen



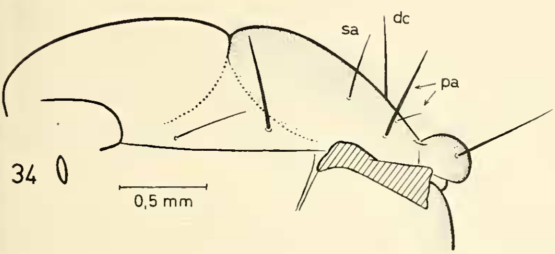
33



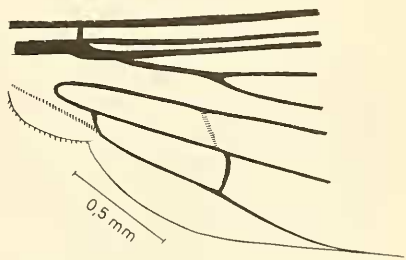
35



36



34



37

Abb. 33 und 34. *Electrobata myrmecia* n. sp. Thorax. 33: Holotypus. 34: Paratypus. Um den Vergleich zu erleichtern, ist in Abb. 34 die rechte Körperseite spiegelbildlich gezeichnet.

Abb. 35—37. *Electrobata myrmecia* n. sp. 35: Fühlerborste des Holotypus. 36: Analzelle und Analader (soweit erkennbar) des Holotypus. 37: Flügelbasis des Paratypus. Die Basalquerader (tb) ist hier blaß, aber deutlich zu erkennen. Der Hinterrand des Flügels ist stark nach unten gewölbt. Daher erscheint der Axillarlappen in der Zeichnung schmäler als er in Wirklichkeit ist.

und feinen orsa. In der Länge der Kopfborsten unterscheiden sich die beiden Exemplare etwas voneinander. Die vte fehlen bei beiden Exemplaren, so daß die Möglichkeit, daß sie nur abgebrochen sind, wohl sicher ausgeschlossen werden kann. Die vti ist beim Holotypus deutlich kürzer und schwächer als die orss, beim Paratypus aber noch etwas länger als diese. Die beiden orsa sind beim Holotypus etwa gleichlang und gleichkräftig. Beim Paratypus dagegen ist die vordere sehr kurz und fein, kaum halb so lang wie die hintere. Über die Höcker des Hinterkopfes geben die Abb. 31 und 32 Aufschluß.

Thorax (Abb. 33, 34) mit 2 n, 1 kurzen und schwachen sa, 1 oder 2 pa, 1 dc und 1 (Paar) sc. Beim Holotypus ist nur die linke Seite des Thorax vollständig erhalten. Hier ist nur 1 pa zu erkennen. Beim Paratypus aber sind 2 pa vorhanden, von denen die innere nur etwa $^1/_3$ so lang ist wie die äußere. Sternopleura bei beiden Exemplaren ziemlich lang behaart, am hinteren oberen Rande mit 3 in einer Reihe übereinanderstehenden, ziemlich langen und kräftigen Sternopleuralborsten. Die Flügel sind beim Holotypus teilweise gefaltet und durch Trübungen verschleiert und daher nicht in allen Einzelheiten erkennbar. Sie weichen im Geäder nicht wesentlich von *E. tertiaria* ab (Abb. 36, 37): die Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 wie bei dieser Art etwas konvergierend. Spuren einer tb kann ich beim Holotypus nicht erkennen. Die Analzelle ist ziemlich lang und durch eine ganz leicht konvexe „Querader" (cu_{1b}) abgeschlossen. Die Analader (cu_{1b} + 1 a) ist mehr als 4mal so lang wie cu_{1b}. Im rechten Flügel des Paratypus (der linke ist durch weißliche Trübungen verschleiert) ist eine, allerdings ziemlich

schwache, tb deutlich zu erkennen. Sie steht — ein bei den Acalyptratae ungewöhnliches Merkmal — vor der Abschlußquerader (cu_{1b}) der Analzelle. Der Hinterrand des Flügels ist bei keinem der beiden Exemplare deutlich zu erkennen. Der Axillarlappen scheint aber ziemlich flach abgerundet zu sein.

Abdomen und Legrohrscheide ohne Besonderheiten.

Eine Zeichnung der Schenkel ist nicht deutlich zu erkennen, doch scheint die Basalhälfte hell gewesen zu sein. Es ist nicht ausgeschlossen, daß eine ähnliche Zeichnung vorhanden war wie bei dem oben unter „*E. tertiaria*" beschriebenen Exemplar aus Hamburg.

Hinterseite der Hinterschiene ohne Dörnchen. Es sind aber in regelmäßigen Abständen äußerst feine und kurze, etwas abstehende Härchen auf der Hinterseite der Mittel- und Hinterschienen und ähnlich auch auf der Unterseite der Hinterschenkel zu erkennen.

Körperlänge (ohne Legrohrscheide) etwa 7,8—8 mm.

Allgemeines über die Nothyboidea

Unter diesem Namen habe ich 1958 „gewissermaßen versuchsweise" eine Reihe von Familien zusammengefaßt, die früher nicht als Glieder einer monophyletischen Verwandtschaftsgruppe angesehen wurden. Meine Ansicht, daß es sich dabei wirklich um eine monophyletische Einheit handelt, hat sich seither nur noch verstärkt, wenn es bei dem gegenwärtigen unvollkommenen Stande unserer Kenntnisse von den morphologischen Merkmalen der einzelnen Familien auch noch kaum möglich ist, stichhaltige Gründe dafür anzugeben.

Innerhalb der Nothyboidea sind mit ziemlicher Sicherheit wiederum zwei engere monophyletische Gruppen zu unterscheiden, von denen die eine die Familien Nothybidae, Megamerinidae und Diopsidae, die andere die Familien Tanypezidae und Strongylophthalmyiidae umfaßt. Die Gründe dafür habe ich bereits 1958 (p. 563, Fig. 53) angegeben. Unsicher bleibt nur die Stellung der Psilidae. Seinerzeit habe ich eine nähere Verwandtschaft zwischen den Psilidae und den Tanypezidae-Strongylophthalmyiidae angenommen, weil diese 3 Familien zwei sicher apomorphe Merkmale, das Vorhandensein einer Costabruchstelle und die Verkürzung der Analader, miteinander teilen. Die Gattung *Strongylophthalmyia* (einziger Vertreter der Familie Strongylophthalmyiidae) wurde ja auch früher nicht von den Psilidae getrennt.

Inzwischen sind mir aber zwei ebenso sicher apomorphe Merkmale bekanntgeworden, die die Psilidae mit den Nothybidae-Megamerinidae-Diopsidae teilen: das Fehlen der vorderen Notopleural- und der inneren Postalarborste. Namentlich das Fehlen der vorderen Notopleuralborste ist ein bei den Acalyptraten so ungewöhnliches Merkmal, daß ich geneigt bin, diesem größere Bedeutung beizumessen, als dem Vorhandensein einer Costabruchstelle und der Verkürzung der Analader. Diese beiden Merkmale sind bei den Acalyptraten zweifellos so häufig durch Konvergenz entstanden, daß man unabhängige Entstehung dieser Merkmale ohne Schwierigkeiten auch bei den Psilidae und den Strongylophthalmyiidae-Tanypezidae annehmen könnte. Die Verteilung apomorpher Merkmale bei den Psilidae und den anderen Familien der Nothyboidea ist einer der Fälle, in denen das Vorhandensein übereinstimmender abgeleiteter Merkmale bei verschiedenen Gruppen verschiedene Deutungen (Synapomorphie oder Konvergenz) zuläßt, die zu verschiedenen Annahmen über die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen ihrer Träger führen müßten. Hier kann nur die genaue Untersuchung weiterer Merkmale die Entscheidung bringen.

Im Baltischen Bernstein sind Vertreter der Megamerinidae, Diopsidae und Psilidae mit Sicherheit nachgewiesen. Daraus läßt sich mit ebenso großer Sicherheit schließen, daß es zur Bernsteinzeit auch die beiden anderen Gruppen, Nothybidae und Strongylophthalmyiidae-Tanypezidae bereits gegeben haben muß. Die Erfahrungen, zu denen die Untersuchung der Acalyptraten des Bernsteins geführt hat, lassen es durchaus mög-

lich scheinen, daß sich später einmal Vertreter dieser beiden Gruppen im Bernstein finden werden. Möglicherweise besteht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Nothybidae auf der einen und den Megamerinidae-Diopsidae auf der anderen Seite. Die Verdickung der Vorderschenkel bei den beiden zuletzt genannten Familien könnte (als synapomorphes Merkmal?) dafür sprechen. Bei den Megamerinidae wäre dann die Verdickung der Hinterschenkel erst später dazugekommen. Aber diese Frage ist noch völlig offen und berührt auch die Tatsache nicht, daß zur Bernsteinzeit neben den Megamerinidae und Diopsidae auch die Nothybidae schon existiert haben müssen.

Unentschieden bleiben muß die Frage, ob es zur Bernsteinzeit bereits die Strongylophthalmyiidae und Tanypezidae als getrennte Einheiten oder nur erst gemeinsame Vorfahren beider gegeben hat. Diese Frage kann durch den Fund von Fossilien, der im Bernstein durchaus erwartet werden darf, beantwortet werden, falls nicht eine genauere Analyse des Verbreitungsbildes der Tanypezidae die Entscheidung ermöglicht. Ich möchte vermuten, daß auch Strongylophthalmyiidae und Tanypezidae zur Bernsteinzeit bereits getrennte Vorfahren hatten.

Familie **Megamerinidae** (Nothyboidea)

Die Megamerinidae sind eine kleine, zweifellos monophyletische Gruppe, von der bisher nur etwa 12—15 rezente Arten bekannt sind. Zusammen mit den Nothybidae und Diopsidae bilden sie wahrscheinlich innerhalb der Nothyboidea wiederum eine monophyletische Gruppe (siehe oben, S. 50), die durch das Fehlen der Ocellar- und Postvertikalborsten ausgezeichnet ist. Weitere charakteristische Merkmale, die aber auch bei den Psilidae vorkommen (siehe oben, S. 50), sind das Fehlen der vorderen Notopleural- und der inneren Postalarborste. Von oben genannten Familien unterscheiden sich die Megamerinidae schließlich durch die stark verdickten, auf der Unterseite in zwei Reihen bedornten Hinterschenkel. Alle diese, je für sich genommen, bei den Acalyptraten nicht häufig auftretenden, in der Kombination aber nur bei den Megamerinidae auftretenden Merkmale sind auch bei der nachstehend unter dem Namen *Palaeotanypeza spinosa* Meun. beschriebenen Form vorhanden. An deren Zugehörigkeit zu den Megamerinidae kann daher keinerlei Zweifel bestehen.

Mit dem Nachweis der Megamerinidae und Diopsidae im Bernstein kann auch die selbständige Existenz der Nothybidae (7 orientalische Arten) zur Bernsteinzeit als so gut wie sicher bewiesen gelten, denn diese Familie kann von keiner der beiden anderen „abgeleitet" werden, sondern muß in einem Schwesternverhältnis zu einer von ihnen oder zu beiden stehen.

Die Larven von *Megamerina dolium* leben, wahrscheinlich räuberisch, unter Baumrinde (Hennig 1943). Es besteht kaum ein Grund, daran zu zweifeln, daß auch die Larven von *Palaeotanypeza* so gelebt haben.

Schwieriger ist es, die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen von *Palaeotanypeza* zu den rezenten Teilgruppen (Gattungen) der Megamerinidae zu ermitteln. Die Familie ist aus der palaearktischen *(Megamerina)*, orientalischen *(Texara, Gobrya, Syrittomyia)* und neotropischen *(Syringogaster)* Region bekannt. Leider gibt es keine moderne Monographie der Familie, in der die Merkmalsverteilung sorgfältig herausgearbeitet wäre. Nach der Bestimmungstabelle von Hendel (1913) führt *Palaeotanypeza* nicht auf die palaearktische Gattung *Megamerina*, sondern auf die orientalische Gattung *Texara*. Das will aber wenig besagen, weil sich *Texara* von den anderen Gattungen ausschließlich durch ursprüngliche Merkmale unterscheidet. Ursprünglicher als alle rezenten Megamerinidae, einschließlich *Texara*, ist *Palaeotanypeza* im Besitz von jederseits zwei Frontorbitalborsten. *Texara* hat nur eine Frontorbitalborste, bei den übrigen Gattungen fehlt auch diese.

Palaeotanypeza muß daher in die Stammgruppe der Megamerinidae gestellt werden. Rein formal könnten von *Palaeotanypeza spinosa* alle rezenten Megamerinidae

abgeleitet werden. Merkmale, die eine solche Ableitung ausschließen könnten, sind bisher nicht bekannt. Aber es läßt sich natürlich nicht beweisen, daß uns in *Palaeotanypeza spinosa* wirklich die Stammart aller rezenten Megamerinidae vorliegt. Die Verbreitung der einzigen neuweltlichen Gattung (*Syringogaster:* von Costa Rica bis Bolivien) läßt vermuten, daß diese zur jüngsten spättertiären neotropischen Faunenschicht (Felidenschicht nach ARLDT) gehört. Die Gattung könnte also wie alle altweltlichen Gattungen durchaus erst nach der Bernsteinzeit entstanden sein.

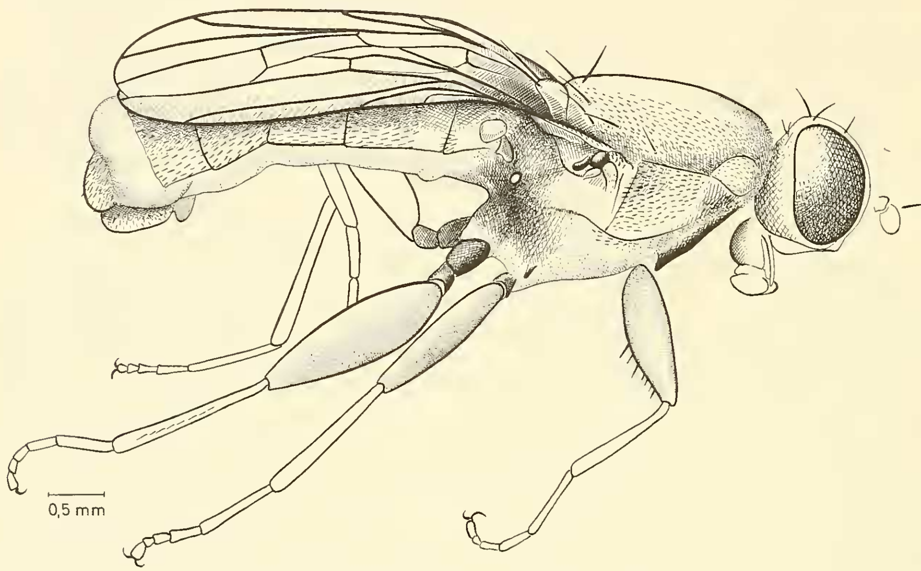


Abb. 38. *Palaeotanypeza spinosa* Meunier, Neotypus ♂. Habitus.

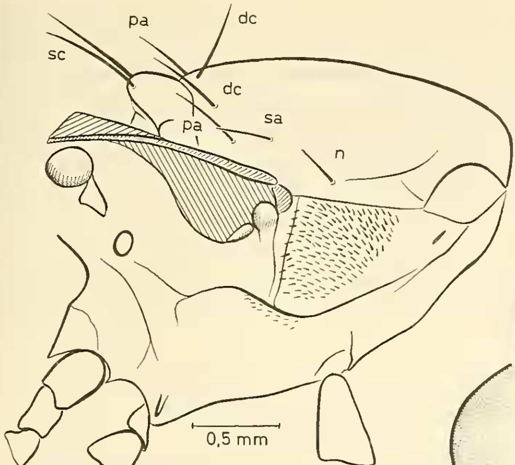
Das Vorhandensein von 2 Paar Frontorbitalborsten bei *Palaeotanypeza* zeigt übrigens, daß in der Merkmalsentwicklung der Familie die Verdickung der Hinterschenkel vor der Reduktion der Frontorbitalborsten eingetreten sein muß. Sie zeigt auch, daß die Übereinstimmung im Vorhandensein von nur 1 Paar Frontorbitalborsten, die zwischen dem Grundplan der rezenten Megamerinidae und den Diopsidae besteht, nicht als Synapomorphie gedeutet werden darf. Die Reduktion muß vielmehr bei den beiden Familien unabhängig erfolgt sein.

Palaeotanypeza spinosa Meunier (Abb. 38—42)

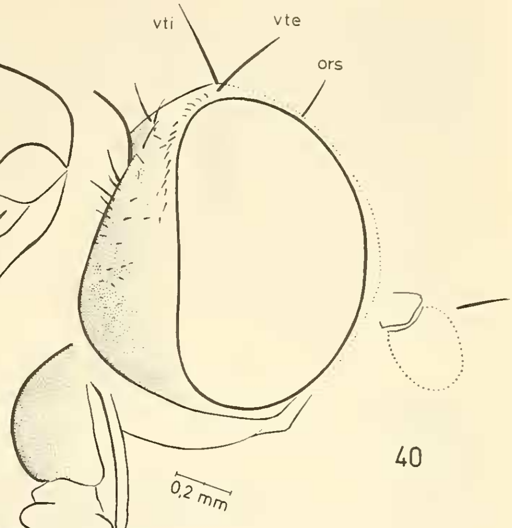
1917 MEUNIER, Neues Jahrb. Min. Geol. Palaeont. (1917), p. 101, Taf. XVI, Fig. 76—78 (Kopf, Flügel, Legröhre).

Neotypus: 1 ♂, Palaeontol. Institut der Universität Bonn.

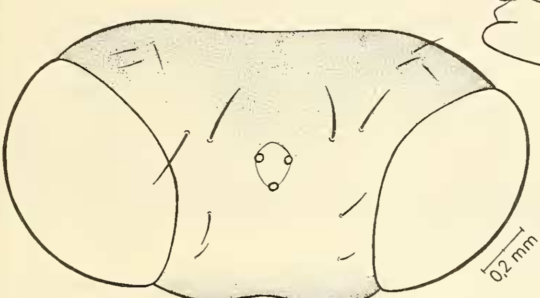
Es ist nicht ganz sicher, ob das einzige mir vorliegende Exemplar wirklich zu *Palaeotanypeza spinosa* Meunier gehört. Daß diese Art nicht, wie MEUNIER angibt, zu den Tanypezidae gehören kann, habe ich schon früher (1937 a) festgestellt. Wohin sie aber wirklich gehört, läßt sich nach MEUNIER's überaus dürftiger Beschreibung allein nicht mit Sicherheit sagen. Die Angabe „Vorder- und Hinterschenkel verdickt und mit sehr charakteristischen kurzen, starken Dornen auf der Unterseite" schließt aber den Vergleich mit irgendeiner anderen, mir bekannten Acalyptratenform aus dem Bernstein aus, zumal auch *Prosalticella* nach den sonstigen Angaben und Abbildungen MEUNIER's nicht in Frage kommen kann. Die Abbildungen, die MEUNIER vom Kopfprofil und vom Flügel gibt, können durchaus zu der mir vorliegenden Art gehören.



39



40



41

Abb. 39—41. *Palacotanypeza spinosa* Meunier, Neotypus ♂. 39: Thorax von der Seite gesehen. 40: Kopfprofil. Besonders der Stirnrand des Kopfes, die Fühler und der Unterrand des Kopfes sind durch weißliche Trübungen stark verhüllt. Infolgedessen ist die vordere Frontorbitalborste (vgl. Abb. 41) nicht zu erkennen. Der Vorderrand der Stirn steht an der Fühlerwurzel vielleicht weiter vor als gezeichnet. Auch die Form des 3. Fühlergliedes ist nicht genau zu erkennen. 41: Stirnansicht des Kopfes. Außen- und Innenränder der Augen sowie Vorderrand der Stirn durch weißliche Trübungen stark verschleiert. Wahrscheinlich sind sie nicht völlig korrekt gezeichnet.

Der Typus, der sich in MEUNIER's Privatsammlung befinden sollte, scheint verloren zu sein (siehe auch S. 3). Ich halte es daher für zweckmäßig, das mir vorliegende Männchen zum Neotypus von *Palaeotanypeza spinosa* zu erklären.

♂: Der Kopf (Abb. 40, 41) ist, ebenso wie große Teile des übrigen Körpers, vollkommen von milchigweißen Trübungen überzogen, die aber die wichtigsten Merkmale erkennen lassen. Die Augen sind höher als lang, Wangen und Backen schmal. Wieweit der Vorderrand der Stirn an der Fühlerwurzel vorgezogen ist, läßt sich nicht deutlich erkennen. An Kopfborsten sind nur vte, vti und 2 ors (jederseits) vorhanden. Wie bei allen rezenten Megamerinidae fehlen pvt und oc vollkommen. Das kleine Ozellendreieck liegt hoch am Scheitel. Die vordere Frontorbitalborste ist kürzer und schwächer als die obere, wahrscheinlich nicht mehr als halb so lang wie diese. Sie ist vollkommen in weißliche Trübungen eingebettet und daher nur in der Frontalaufsicht auf die Stirn (Abb. 41), aber nicht im Profil (Abb. 40) zu erkennen. Die Fühler sind nicht deutlich erkennbar, weichen aber sicher nicht von denen der rezenten Arten ab. Die Fühlerborste ist nur sehr kurz behaart, nicht gefiedert.

Thorax (Abb. 39) nur mit 1 (der hinteren) n, 1 sa, 1 pa, 1 dc und einem Paar leicht divergierenden sc. Mesonotum und Scutellum sind von der sehr kurzen Grundbehaarung ganz gleichmäßig bedeckt. Mesopleura behaart, aber ohne Mesopleuralborsten. Auch Sternopleuralborsten fehlen. Auf der Sternopleura sind nur in der Mitte des Oberrandes einige Härchen zu erkennen. Keine Propleuralborste.

Flügel (Abb. 42) mit den auch für die rezenten Arten charakteristischen Merkmalen, von denen besonders die langgezogene Analzelle charakteristisch ist. Der Basalabschnitt des Flügels ist schwer zu erkennen, scheint aber breiter zu sein als bei *Megamerina* und *Texara:* die Analader (cu_{1b} + 1a) ist mehr als dreimal so lang wie cu_{1b}.

Abdomen ohne Besonderheiten. Die Ventralseite und die Endsegmente sind durch weißliche Trübungen weitgehend verschleiert, so daß von ihrem Bau keine Einzelheiten zu erkennen sind.

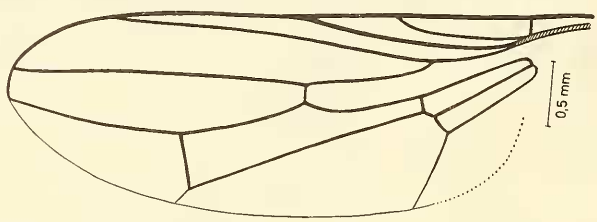


Abb. 42. *Palaeotanypeza spinosa* Meunier. Neotypus ♂. Flügel. Der Hinterrand des Flügels ist nur ungenau erkennbar, besonders im Basalabschnitt. Region der Alula völlig verschleiert. Einige im linken (gezeichneten) Flügel nicht erkennbare Einzelheiten (z. B. im Verlauf des Endabschnittes von m_4) wurden nach dem rechten Flügel ergänzt.

Vorder- und Hinterschenkel verdickt. Auf der Unterseite des Hinterschenkels sind zwei Reihen kurzer, kräftiger Dornen vorhanden, die sich über die ganze Länge des Schenkels erstrecken. Auf der Unterseite des Vorderschenkels sind zwei ebensolche, zum Teil etwas längere Dornenreihen nur in der Endhälfte vorhanden. Von der Unterseite des Mittelschenkels ist nur das distale Drittel zu erkennen. Hier ist nur ein einzelner posteroventraler Dorn am Anfang des distalen Drittels sichtbar. Es ist aber möglich, daß auch die Mittelschenkel auf der Unterseite ausgedehnter bedornt sind.

Körperlänge etwa 7 mm. Meunier hatte für den Holotypus eine Körperlänge von 10 mm angegeben.

Familie **Diopsidae** (Nothyboidea)

Die schon seit langem bekannte, im folgenden unter dem Namen *Prosphyracephala succini* (Loew) angeführte Art ist wohl die berühmteste der aus dem Baltischen Bernstein bekanntgewordenen Dipteren. Da ihre Merkmale eine verhältnismäßig sichere Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten Diopsidae, die überdies eine verhältnismäßig gut bekannte und übersichtliche Gruppe sind, ermöglichen, eignet sie sich besonders gut zur Erörterung der verschiedensten mit der Bernsteinfauna verknüpften Fragen (siehe dazu auch den allgemeinen Teil). Sie soll daher im folgenden besonders eingehend besprochen werden.

Die abgeleiteten Grundmerkmale, durch deren Besitz sich die Diopsidae als monophyletische Gruppe ausweisen, habe ich (1958, p. 564—565), soweit sie bekannt sind, angeführt. Zu ihnen gehören die Augenstiele (das auffälligste und bekannteste Merkmal der meisten Arten der Familie) nicht, denn die Gattung *Centrioncus* (mit der einzigen Art *prodiopsis* Speiser) besitzt sie noch nicht. Bei ihr sind auch noch einige andere Merkmale (siehe Abb. 44) in ursprünglicherer Ausprägung vorhanden als bei den übrigen Diopsidae. Zwischen *Centrioncus* (Unterfamilie Centrioncinae) und den

übrigen Gattungen (Unterfamilie Diopsinae) besteht offenbar ein Schwestergruppenverhältnis. Das ist von großer Bedeutung, weil die aus dem Bernstein bekannten Fossilien mit Sicherheit zu den Diopsinae gestellt werden können. Dadurch wird bewiesen, daß die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Centrioncinae und den Diopsinae bereits vor der Bernsteinzeit stattgefunden haben muß. Zur Bernsteinzeit müssen also mindestens die Vorfahren der rezenten Gattung *Centrioncus* und die

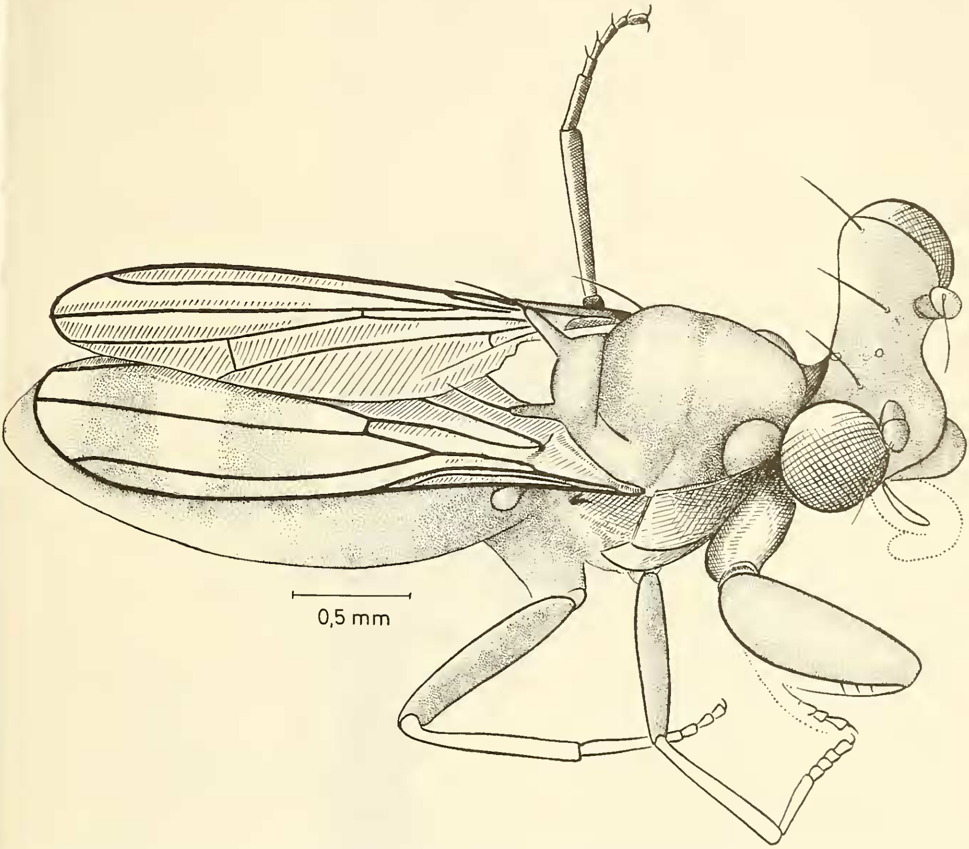


Abb. 43. *Prosphyracephala succini* (Loew). Bernsteinsammlung Königsberg (als „*Sphyracephala breviata* Meunier"). Habitus.

Vorfahren der rezenten Diopsinae bereits als getrennte Arten existiert haben. Ob damals die Diopsinae bereits in Teilgruppen aufgespalten waren, läßt sich auf Grund der vorliegenden Fossilien nicht entscheiden, denn diese gehören offenbar in die Stammgruppe der Diopsinae.

Handlirsch (1921, p. 268) nennt für die Diopsidae zwar „zwei Arten aus dem Baltischen Bernstein", die zu den Gattungen *Diopsis* und *Sphyracephala* gehören sollen. Das beruht aber wahrscheinlich auf einem Irrtum: Alle in der Literatur vorliegenden Meldungen über das Vorkommen von Diopsidae im Bernstein dürften auf die nachstehend unter dem Namen *Prosphyracephala succini* (Loew) beschriebene Art zu beziehen sein.

In Abb. 44 ist die Verteilung plesiomorpher und apomorpher Merkmalsausprägungen bei den Diopsidae dargestellt. Daraus ergibt sich die systematische Gliederung und die Stellung der aus dem Bernstein bekannten Gattung *Prosphyracephala* im phylogenetischen System dieser Familie (S. 56).

Sicherlich wären hier noch weitere Merkmale (z. B. des männlichen Kopulationsapparates, des weiblichen Legrohres und der inneren Anatomie, Länge der Abdominalsegmente [Abb. 58]) anzuführen. Diese sind aber bisher nicht oder nicht hinreichend bekannt.

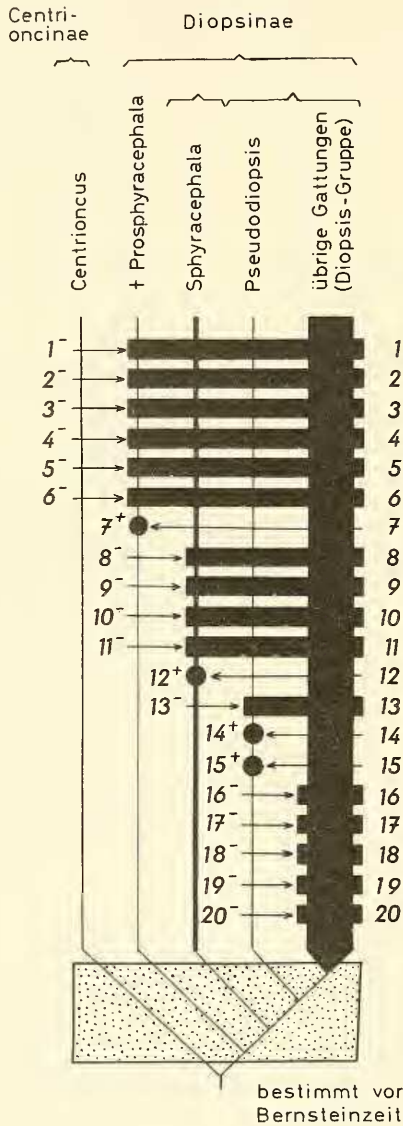


Abb. 44. Systematische Gliederung der Diopsidae mit Begründung entsprechend dem Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik. Erklärung der Merkmale nach der Tabelle S. 57. Die im punktierten Feld eingezeichneten Verzweigungen des Stammbaumes können vor, während oder nach der Bernsteinzeit entstanden sein.

Einige Merkmale (1—3, 6, 15), ihre Entwicklungsrichtung und deren Bedeutung für die Monophylie einiger Teilgruppen der Diopsidae verstehen sich von selbst. Zu anderen sind einige Erklärungen nötig:

$4^-/4^+$ Supraalarborsten.

Bei den Diopsinae sind auf dem Thorax im Höchstfalle 2 Borsten vorhanden: die hintere Notopleuralborste (n) und eine Borste, die ich (1942, p. 2) als Dorsozentralborste (dc) gedeutet habe. SHILLITO (1940) führt in seiner Merkmalstabelle (p. 156) offenbar die gleiche Borste als Interalarborste (IA) an. Es scheint mir aber, daß sie eher als Postalarborste (pa) zu deuten ist. Im allgemeinen sind bei den Acalyptratae 2 pa vorhanden, von denen die innere kürzer und schwächer zu sein pflegt als die äußere. Diese äußere allein scheint bei den Diopsidae erhalten zu sein. Eine Supraalarborste (sa) scheint, nach den Abbildungen bei SHILLITO (1950, Fig. 1 und 2b) zu urteilen, bei *Centrioncus* vorhanden zu sein. Ich habe sie bei keiner anderen Diopside gefunden. Da eine sa zum Grundplan der Acalyptratae (bzw. Schizophora) gehört, wäre ihr Fehlen also ein abgeleitetes (4^+) Grundplanmerkmal der Diopsinae. SHILLITO (1950) führt in seiner Tabelle bei *Diopsina*, einer relativ abgeleiteten Gattung der Diopsinae, auch sa und ?dc an. Da die dc schon bei *Centrioncus* fehlt, wäre ihr Vorhandensein bei *Diopsina* recht verwunderlich. Ich habe bei *Diopsina*, die sich durch stark verlängerte Behaarung auszeichnet, weder eine dc noch eine sa finden können.

$5^-/5^+$ Pleurotergite.

Die Pleurotergite zeichnen sich bei allen Diopsidae durch eine besonders starke Entwicklung aus. Bei *Centrioncus* bilden sie nach SHILLITO (1950) aber nur „a dome-shaped swelling", während sie bei den Diopsinae in einen stumpfen oder spitzen Dorn ausgezogen sind (auch bei *Prosphyracephala*).

$7^-/7^+$ Notopleuralborsten.

Eine hintere Notopleuralborste gehört zum Grundplan der Diopsidae, während die vordere stets fehlt. Nach SHILLITO (1940) fehlt auch die hintere n bei manchen Arten der Gattung *Diasemopsis* und (ebenso wie die pa) bei anderen abgeleiteten Gattungen der Diopsinae. Bei beiden mir vorliegenden Exemplaren von *Prosphyracephala* aus dem Baltischen Bernstein fehlt die hintere n. Es lassen sich auch keine Anzeichen dafür finden, daß sie etwa abgebrochen ist. Das würde bedeuten, daß *Prosphyracephala* nicht in die Vorfahrenreihe der rezenten Diopsinae gehören kann, denn im Grundplan dieser Unterfamilie ist die hintere n noch vorhanden. Die Möglichkeit, daß *Prosphyracephala* mit denjenigen rezenten Gattungen der Diopsinae näher verwandt ist, bei denen die hintere n ebenfalls fehlt, muß auf Grund der übrigen Merkmale ausgeschlossen werden. Die in Frage stehende Borste muß bei *Prosphyracephala*

Erklärung der in Abb. 44 dargestellten Merkmalsverteilung

(Bei den mit * bezeichneten Merkmalen vergleiche die Anmerkungen.)

plesiomorphe Ausprägungsstufe		apomorphe Ausprägungsstufe	
1 −	Augenstiele fehlen (Abb. 45)	1 +	Augenstiele vorhanden (Abb. 46—48)
2 −	Analader (cu_{1b} + 1 a) erreicht den Flügelrand (Abb. 54)	2 +	Analader verkürzt (Abb. 55—57)
3 −	m_4 erreicht den Flügelrand (Abb. 54)	3 +	m_4 verkürzt (Abb. 55—57)
4 −	Supraalarborste (sa) vorhanden*	4 +	sa fehlt*
5 −	Pleurotergit hochgewölbt*	5 +	Pleurotergit mit Dorn*
6 −	Basalabschnitt von r_{4+5} lang (Abb. 54)	6 +	Basalabschnitt von r_{4+5} verkürzt (Abb. 55—57)
7 −	hintere Notopleuralborste vorhanden*	7 +	hintere n fehlt*
8 −	Analzelle kurz (Abb. 54, 55)*	8 +	Analzelle verlängert*
9 −	Analzelle von normaler Breite (Abb. 54, 55)*	9 +	Analzelle verschmälert (Abb. 56, 57)*
10 −	Analader (cu_{1b} + 1 a) gerade (Abb. 54, 55)*	10 +	Analader abgeknickt (Abb. 56, 57)*
11 −	Axillarlappen primär schmal (Abb. 54, 55)*	11 +	Axillarlappen verbreitert (Abb. 56)*
12 −	Borstensockel des Scutellums von mittlerer Länge. Scutellum breit (Abb. 49 A, B)*	12 +	Borstensockel des Scutellums verkürzt? (Abb. 49 C)*
13 −	Augenstiele nicht abgesetzt (Abb. 46)*	13 +	Augenstiele stärker abgesetzt (Abb. 47, 48)*
14 −	Frontorbitalborste (ors) vorhanden (Abb. 46, 48)*	14 +	ors fehlt*
15 −	m_4 vorhanden (Abb. 50—53)	15 +	m_4 fehlt
16 −	Alula vorhanden (Abb. 54—56)*	16 +	Alula fehlt (Abb. 57)*
17 −	Analader (cu_{1b} + 1 a) vorhanden (Abb. 54—56)*	17 +	Analader fehlt (Abb. 57)*
18 −	Axillarlappen breit (Abb. 56)*	18 +	Axillarlappen sekundär verschmälert (Abb. 57)*
19 −	Augenstiele verhältnismäßig kurz (Abb. 47)*	19 +	Augenstiele lang (Abb. 48)*
20 −	Borstensockel des Scutellums mittellang (Abb. 49 D)*	20 +	Borstensockel des Scutellums lang (Abb. 49 E)*

und bei einigen rezenten Diopsinae unabhängig verlorengegangen sein: die Übereinstimmung beruht auf Konvergenz. Daraus muß man schließen, daß die aus dem Bernstein bekannte *Prosphyracephala*-Art ausgestorben ist, ohne Nachkommen zu hinterlassen.

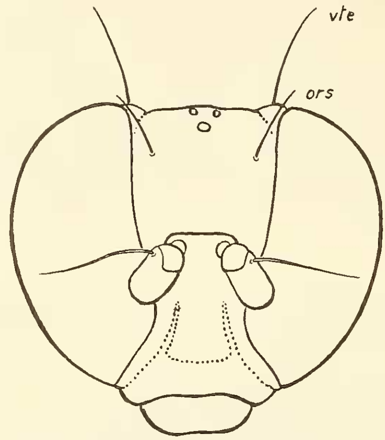


Abb. 45. *Centrioncus prodiopsis* Speiser.
Kopf, gezeichnet nach SHILLITO 1950.

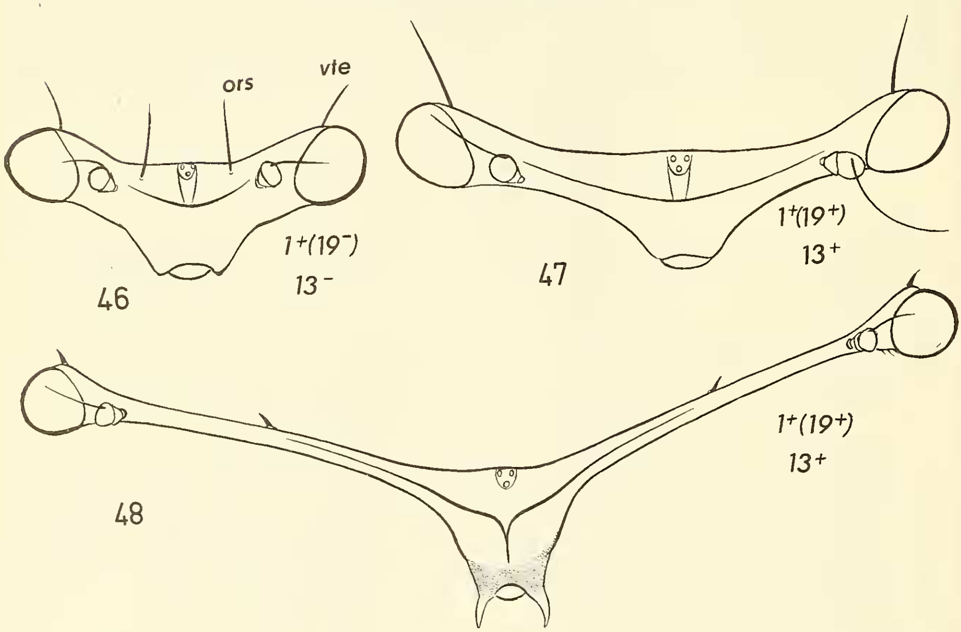


Abb. 46—48. Kopf von *Sphyracephala beccarii* Rond. (46), *Pseudodiopsis detrahens* Walk. (47) und *Diopsis thoracica* Westw. (48).

$8^-/8^+$ bis $11^-/11^+$ und $16^-/16^+$ bis $18^-/18^+$ Basalregion des Flügels (Abb. 54—57).

Die hintere Basalregion des Flügels gehört zu den interessantesten Merkmalskomplexen der Diopsidae. Die Deutung ihrer Entwicklung wirft besonderes Licht auf die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten und fossilen Gattungen: Bei *Centrioncus*, der ursprünglichsten bekannten Diopside (Abb. 54), ist eine Alula vorhanden. Der Axillarlappen ist ziemlich schmal, die Analzelle kurz und breit, die Analader (cu_{1b} + 1 a) bildet die unmittelbare Fortsetzung von 1 a und erreicht den Flügel-

rand. Das ist offenbar der Zustand, den wir für den Grundplan der Diopsidae annehmen müssen und von dem die weitere Entwicklung ausgegangen ist. *Prosphyracephala* aus dem Bernstein (Abb. 55) stimmt mit *Centrioncus* noch weitgehend überein. Lediglich die Analader ist verkürzt, wie bei allen rezenten Diopsinae: sie erreicht den Flügelrand nicht mehr. Alle rezenten Diopsinae unterscheiden sich von *Centrioncus* und *Prosphyracephala* durch ihre verhältnismäßig lange und schmale Analzelle (Abb. 56, 57). Bei *Sphyracephala* und *Pseudodiopsis*, den beiden einzigen rezenten Gattungen der Diopsinae, bei denen die Analader (cu_{1b} + 1 a) erhalten ist, ist diese deutlich gegenüber ihrem Basalabschnitt (1 a, der hinteren Begrenzung der Analzelle) abgeknickt. Offenbar hängt das mit einer Verbreiterung des Axillarlappens zusammen (Abb. 56). Bei *Prosphyracephala* ist dagegen der Axillarlappen noch schmal wie bei *Centrioncus*. Mindestens in der Form der Analzelle und im Verlaufe der Analader ist also *Prosphyracephala* noch deutlich ursprünglicher als alle rezenten Diopsinae. Daher entsteht die Frage, ob das auch für die Ausbildung des Axillarlappens gilt. Formal stimmt *Prosphyracephala* (ebenso wie *Centrioncus*) mit den meisten rezenten Diopsinae (mit Ausnahme von *Sphyracephala* und *Pseudodiopsis*) im Besitz eines schmalen Axillarlappens überein. Während aber bei *Prosphyracephala* ebenso wie bei *Centrioncus*, *Sphyracephala* und *Pseudodiopsis* noch eine Alula vorhanden ist, fehlt diese bei den rezenten Diopsinae mit schmalem Axillarlappen. Die naheliegendste und daher wahrscheinlichste Erklärung für diese Merkmalsverteilung ist wohl die folgende: Bei den letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Diopsinae wurde der im Grundplan der Diopsidae (und noch bei *Centrioncus*) und auch noch im Grundplan der Diopsinae (wie *Prosphyracephala* beweist) schmale Axillarlappen des Flügels verbreitert. Dadurch wurde die Analader nach hinten gezogen und erhielt ihren winkelförmig abgeknickten Verlauf. Auch die Verschmälerung und Verlängerung der Analzelle dürfte letzten Endes mit diesen Vorgängen zusammenhängen. Auf diesem Stadium sind die Gattungen *Sphyracephala* und *Pseudodiopsis* stehengeblieben. Bei den Vorfahren der übrigen Gattungen kam es zu einer neuen Verschmälerung der Basalregion des Flügels, wobei die Alula und die Analader verlorengingen. Im Diagramm (Abb. 44) ist die Verschmälerung des Axillarlappens bei denjenigen Diopsinae, denen die Alula fehlt, daher als abgeleitetes Merkmal (18^+) einzutragen im Vergleich zu dem breiten Axillarlappen (18^-) der nächstverwandten Gattungen *Sphyracephala* und *Pseudodiopsis*. Der schmale Axillarlappen von *Centrioncus* ist dagegen als ursprüngliches Merkmal (11^-) anzusehen, wenn man ihn mit dem breiten Axillarlappen (11^+) der Gattungen *Sphyracephala* und *Pseudodiopsis* vergleicht.

Beachtet man nur die Basalregion des Flügels, dann könnte nach dieser Deutung *Prosphyracephala succini* ohne weiteres als Stammart aller rezenten Diopsinae angesehen werden. Diese Möglichkeit wird aber, wie oben gesagt, durch das Fehlen der n (wenn dieses Merkmal wirklich zutrifft) ausgeschlossen. Aber *Prosphyracephala* gehört jedenfalls in die Stammgruppe (über diesen Begriff siehe S. 19) der rezenten Diopsinae. In früheren Arbeiten (1941, 1942) habe ich, ebenso wie alle anderen Autoren, die fossile Art aus dem Bernstein in die Gattung *Sphyracephala* eingeschlossen, obwohl ich die Unterschiede im Flügelgeäder (und in der Ausbildung des Scutellums, siehe unten) richtig beschrieb und abbildete. Aber die Übereinstimmung zwischen der fossilen Art aus dem Bernstein und den rezenten Arten der Gattung *Sphyracephala* beruht auf Symplesiomorphie. *Sphyracephala* würde durch die Hereinnahme der fossilen Art zu einer paraphyletischen Gruppe. Deshalb mußte für *succini* Loew eine eigene Gattung (*Prosphyracephala*) errichtet werden.

$12^-/12^+$ und $20^-/20^+$ Borstensockel des Scutellums (Abb. 49).

Die Borstensockel des Scutellums gehören zum Grundplan der Diopsidae. Shillito (1950) gibt in seiner Merkmalstabelle für *Centrioncus*, *Sphyracephala* und *Pseudodiopsis* an, die Borstensockel des Scutellums seien hier kurz mit langer Borste, bei den übrigen Gattungen aber mittellang oder lang mit einer Borste, die (wenn vorhanden) nur ebenso lang oder etwas kürzer ist als die Borstensockel selbst. Diese Darstellung ist nicht ganz befriedigend. Schon 1941 a habe ich festgestellt und durch Abbildungen belegt, daß bei der fossilen Art aus dem Bernstein (*Prosphyracephala succini*) die Borstensockel länger sind als bei allen rezenten Arten der Gattung *Sphyracephala*. Außerdem ist das Scutellum breiter; seine Borstensockel sind daher weiter voneinander entfernt. In der Ausbildung des Scutellums gleicht *Prosphyracephala* nur der rezenten Gattung *Centrioncus*. Offenbar muß man annehmen, daß *Centrioncus* den Grundplanzustand des Scutellums zeigt, der auch von *Prosphyracephala* unverändert übernommen wurde. Bei den unmittelbaren Vorfahren aller rezenten Diopsinae verschmälerte sich dann das Scutellum, wodurch die Borstensockel näher zusammenrückten. In der Ausbildung der Borstensockel selbst scheinen die Gattung *Sphyracephala* (Tribus Sphyracephalini) und die anderen rezenten Diopsinae (Tribus Diopsini) verschiedene Wege gegangen zu sein: Bei *Sphyracephala* scheinen die Borstensockel gegenüber dem Grundplan verkürzt worden zu sein. Bei den Diopsini wurde ihre im Grundplan gegebene Länge dagegen beibehalten (noch bei *Pseudodiopsis* und *Diopsina*) oder die Borstensockel verlängern sich, zum Teil exzessiv, wobei gleichzeitig die Borste verkürzt wurde oder ganz verlorenging. Die Kürze der Borstensockel ist das einzige bisher bekannte Merkmal der Gattung *Sphyracephala*, das apomorph zu sein scheint. Darauf beruht (im Verein mit der Tatsache, daß *Sphyracephala* in den übrigen Merkmalen ursprünglicher ist als die Diopsini) vor allem die Annahme, daß zwischen den Sphyracephalini und den Diopsini ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Unterstützt wird die Annahme dadurch, daß bei fast allen *Sphyracephala*-Arten die Paralobi des männlichen Hypopygiums unbeweglich geworden sind, während sie bei den Diopsini noch beweglich sind. Allerdings hat auch *Sphyracephala nigrimana* Lw. noch bewegliche Paralobi (Hennig 1941).

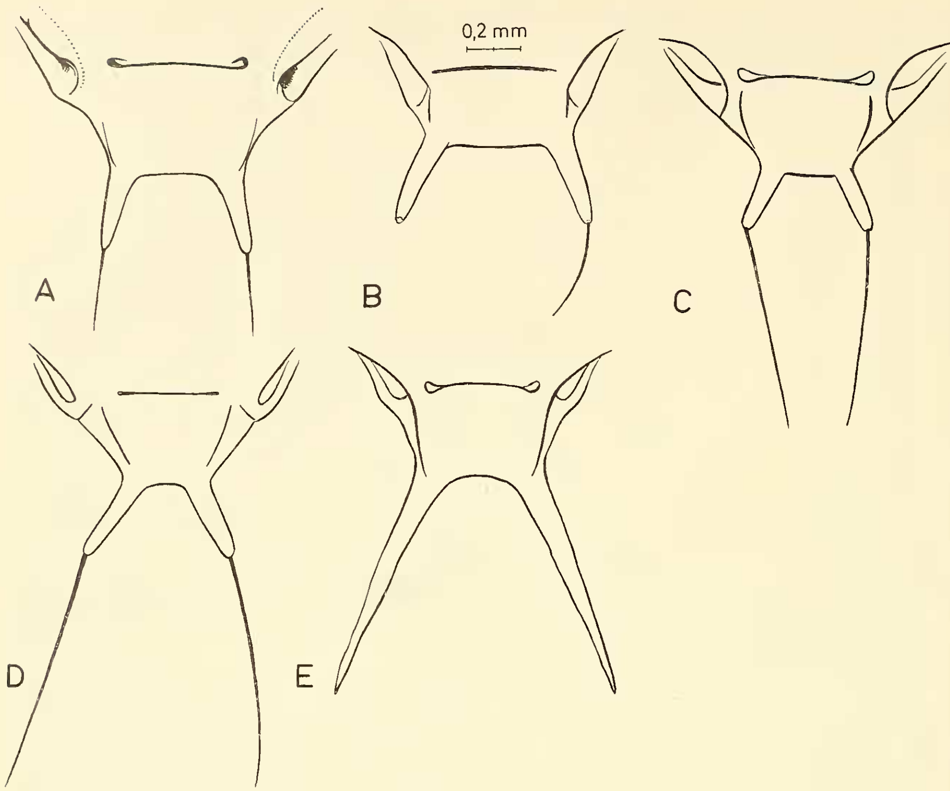


Abb. 49. Scutellum von *Centrioncus prodiopsis* Speiser (A; gezeichnet nach Shillito 1950), *Prosphyracephala succini* Loew (B), *Sphyracephala beccarii* Rond. (C), *Pseudodiopsis detrahens* Walk. (D) und *Diopsis ichneumonea ichneumella* Egg. (E).

$13^-/13^+$ und $19^-/19^+$ Augenstiele (Abb. 46—48).

Die Augenstiele haben bei den Diopsinae eine sehr verschiedene Länge. Am kürzesten sind sie unter den rezenten Formen bei der Gattung *Sphyracephala*. Hier sind sie auch noch nicht scharf vom Mittelteil des Kopfes abgesetzt. Die Gattung *Prosphyracephala* unterscheidet sich in dieser Hinsicht nicht von den rezenten *Sphyracephala*-Arten. Die Übereinstimmung beruht natürlich auf Symplesiomorphie. Ich habe (1941 a) schon darauf aufmerksam gemacht, daß auch die rezenten *Sphyracephala*-Arten sich in der Länge der Augenstiele ein wenig voneinander unterscheiden und daß die Bernsteinfossilien *(Prosphyracephala)* mit denjenigen rezenten Arten übereinstimmen, bei denen die kürzesten Augenstiele vorkommen. Bei den Diopsini sind die Augenstiele deutlicher vom Mittelteil des Kopfes abgesetzt (13^+) und etwas bis sehr viel länger (Abb. 47, 48). Die Gattung *Pseudodiopsis* (mit der einzigen Art *detrahens* Walker = *cothurnata* Bigot, der einzigen Diopside, die in das papuanische Gebiet eindringt) weicht ebenso wie alle übrigen Diopsini durch ihre etwas abgesetzten Augenstiele von *Sphyracephala* ab. In fast allen übrigen Merkmalen stimmt die Gattung mit *Sphyracephala* überein, von der sie früher auch nicht getrennt wurde. Auch ihre Augenstiele sind kaum länger als bei *Sphyracephala*. Aber die Übereinstimmungen zwischen diesen beiden Gattungen beruht auf Symplesiomorphie. Da die vom Mittelteil des Kopfes etwas abgesetzten Augenstiele und das Längenverhältnis zwischen 3. und 4. Abdominaltergit abgeleitete Merkmal sind, in denen *Pseudodiopsis* mit den übrigen Gattungen der Diopsinae (Tribus Diopsini) übereinstimmt, nehme ich an, daß sie mit diesen näher verwandt ist als mit *Sphyracephala*. Es wäre zwar auch denkbar, daß die Übereinstimmung auf Konvergenz beruht und daß *Pseudodiopsis detrahens* nur eine besonders stark abgeleitete *Sphyracephala*-Art ist. Dagegen spricht auch die Tatsache, daß *Pseudodiopsis* in anderen Merkmalen (Ausbildung der Borstensockel des Scutellums — siehe oben —, frei bewegliche Paralobi im Hypopygium) ursprünglicher ist als *Sphyracephala*. Sie dürfte daher wirklich die ursprünglichste Form der Diopsini sein.

14⁻/14⁺ Kopfborsten (Abb. 46—48).

Obwohl es sinnlos wäre, die „Monophylie“ der Gattung *Pseudodiopsis* begründen zu wollen, da zu dieser Gattung nur eine Art gehört, darf doch darauf hingewiesen werden, daß auch sie einige abgeleitete (autapomorphe) Merkmale besitzt: das Fehlen der ors (Abb. 47) und der m_4. Die Deutung der Kopfborste bei den Diopsidae ist noch nicht ganz gesichert. Von der ganzen ursprünglichen Kopfborstengarnitur der Acalyptratae sind nur 2 Borstenpaare erhalten, die ich (1942) als vti und vte bezeichnet habe. Später (1958) habe ich sie als „orss?“ und ors bezeichnet. Wahrscheinlich ist aber das obere Borstenpaar als vte, das untere als ors zu deuten. Dieses letztere Borstenpaar fehlt der Gattung *Pseudodiopsis.*

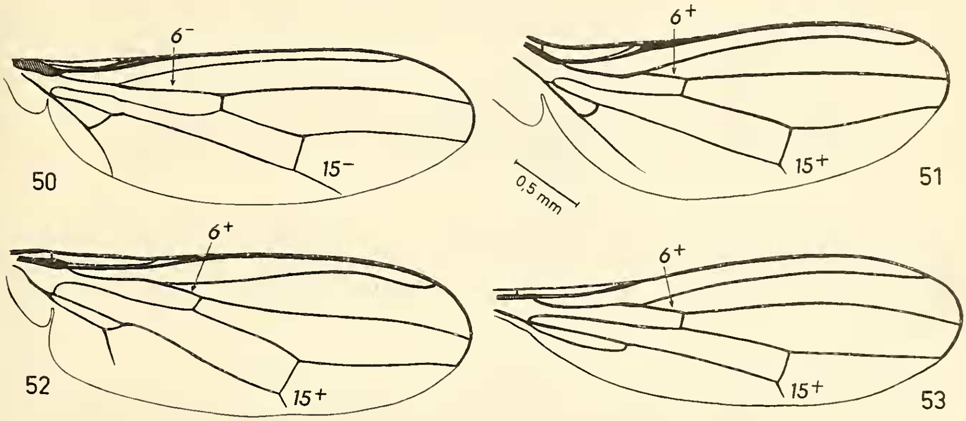


Abb. 50—53. Flügel von *Centrioncus prodiopsis* Speiser (50, gezeichnet nach SHILLITO 1950), *Prosphyracephala succini* Loew (51), *Sphyracephala munroi* CURRAN (52) und *Diasemopsis obstans* Walk. (53).

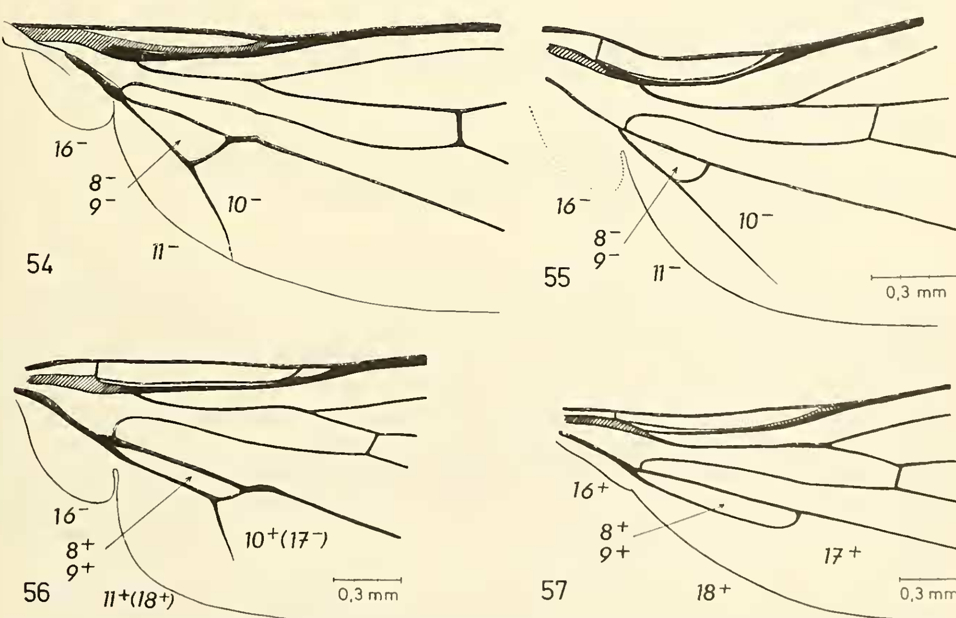


Abb. 54—57. Flügelbasis von *Centrioncus prodiopsis* Speiser (54, gezeichnet nach SHILLITO 1950), *Prosphyracephala succini* Loew (55), *Sphyracephala munroi* Curran (56) und *Diasemopsis obstans* Walk. (57).

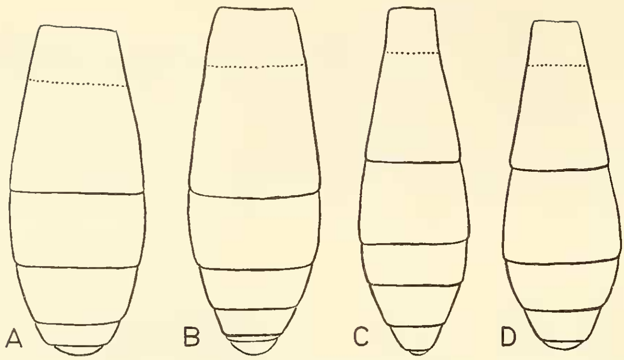


Abb. 58. Abdomen von *Sphyracephala beccarii* Rond. (A), *Pseudodiopsis detrahens* Walk. (B), *Diasemopsis fusca* Lindn. (C) und *Diopsis apicalis* Dalman (D).

Aus dieser Deutung der Merkmalsverteilung und dem daraus folgenden Schema der Verwandtschaftsbeziehungen (Abb. 44) ergibt sich nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik zwangsläufig die folgende systematische Gliederung der Diopsidae:

Familie Diopsidae

Unterfamilie Centrioncinae
- Einzige Gattung und Art: *Centrioncus prodiopsis* Speiser (aethiopisch)

Unterfamilie Diopsinae
- Stammgruppe
  - Einzige Gattung und Art: *Prosphyracephala succini* Loew (Baltischer Bernstein)
- Tribus Sphyracephalini
  - Einzige Gattung: *Sphyracephala* (7 Arten; holarktisch, orientalisch, aethiopisch)
- Tribus Diopsini
  - Gattungsgruppe Pseudodiopsis
    - Einzige Gattung und Art: *Pseudodiopsis detrahens* Walk. (= *cothurnata* Big.; orientalisch-papuanisch)
  - Gattungsgruppe Diopsis
    - Mehrere Gattungen (siehe z. B. Séguy 1955; orientalisch-aethiopisch)

Durch die Analyse der Merkmalsverteilung sind zunächst nur die Gruppen als solche und ihre relative Rangordnung (Ko- und Subordination) gegeben. Es steht aber noch nicht fest, ob wir z. B. die Centrioncinae und Diopsinae als Unterfamilien oder nur als Tribus oder aber als Familien bezeichnen müssen. Für die Acalyptratae gilt, daß wir mit den geringsten Veränderungen am gegenwärtig gültigen System zu einer Vereinheitlichung der absoluten Rangordnung kommen können, wenn wir diejenigen engsten monophyletischen Gruppen, die noch vor der Bernsteinzeit entstanden sein müssen, als Unterfamilien ansehen. Deshalb sind die Centrioncinae und Diopsinae als Unterfamilien, die Unterabteilungen der Diopsinae aber nur als Tribus bezeichnet und so fort.

Früher (1942) habe ich von der Verbreitung der Gattung *Sphyracephala* eine Karte veröffentlicht, in der auch die fossile Art aus dem Bernstein berücksichtigt war. Die veränderte Beurteilung der fossilen Art (*Prosphyracephala succini* Lw. als Vertreter der Stammgruppe der Diopsinae, nicht als Art der Gattung *Sphyracephala*) besagt zwar,

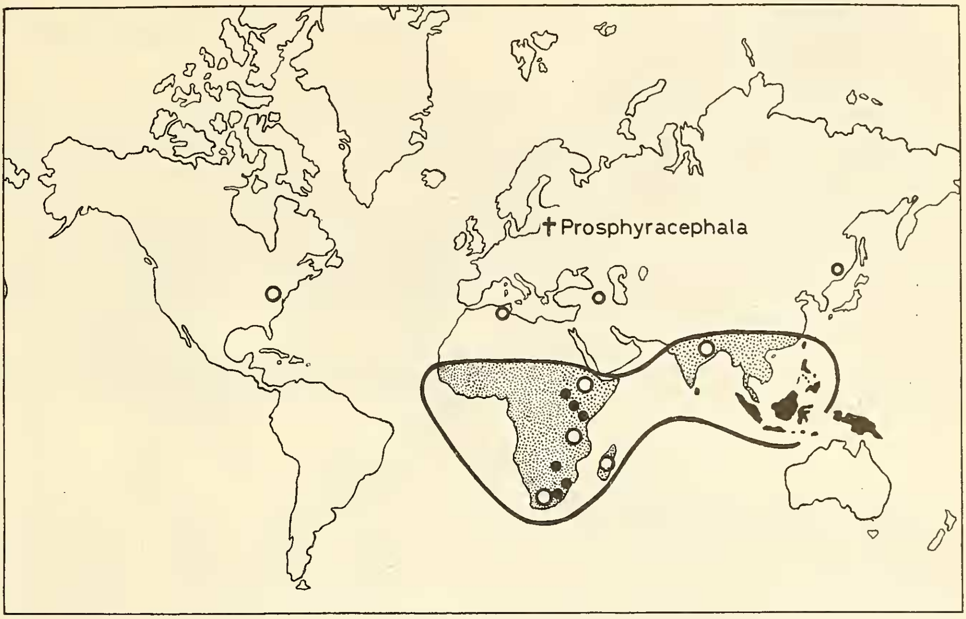


Abb. 59. Geographische Verbreitung der Familie Diopsidae. Schwarze Kreise: Verbreitungsgebiet von *Centrioncus prodiopsis* Speis. (Unterfamilie Centrioncinae); weiße Kreise: Verbreitungsgebiet der Gattung *Sphyracephala* (Unterfamilie Diopsinae — Tribus Sphyracephalini); schwarz ausgefüllte Flächen: *Pseudodiopsis detrahens* Walk.; punktierte Flächen: übrige Gattungen der Unterfamilie Diopsinae — Tribus Diopsini). Vergleiche dazu Abb. 44.

daß die rezenten *Sphyracephala*-Arten nicht deren „nächste Verwandte" sind. Sie sind es wahrscheinlich nicht mehr und nicht weniger als alle rezenten Diopsinae. Aber dadurch ändert sich nichts an der Tatsache, daß diejenigen Diopsinae der rezenten Fauna, die (in morphologischer Hinsicht ebenso wie wahrscheinlich auch in ihren ökologischen Ansprüchen) der Gattung *Prosphyracephala* am ähnlichsten geblieben sind, in der paläarktischen Region heute auf diejenigen Gebiete beschränkt sind, die auch als Refugien der diluvialen Waldfauna und -flora gelten (Abb. 59).

Die Larven einer *Sphyracephala*-Art sind in Indien in faulender Pflanzensubstanz gefunden worden.

Gattung *Prosphyracephala* **novum genus**

Die Gründe, die dazu zwingen, die Art aus dem Baltischen Bernstein in eine besondere Gattung zu stellen, sind oben ausführlich angegeben worden. Formal läßt sich die Gattung auf die folgenden diagnostischen Merkmale begründen, in denen sie von *Sphyracephala* abweicht:

Axillarlappen des Flügels schmal. Analzelle kurz und nicht verschmälert. Analader (cu_{1b} + 1 a) in der geradlinigen Fortsetzung des Unterrandes der Analzelle. Schildchen mit breit getrennten, verhältnismäßig langen Borstensockeln. Notopleuralborsten fehlen.

Species typica: *Sphyracephala breviata* Meunier (wahrscheinlich = *Sphyracephala succini* Loew).

Prosphyracephala succini (Loew) (Abb. 43, 49 B, 51, 55)

1873 Loew, Zeitschr. ges. Naturwiss. 42, p. 102: *Sphyracephala.*
1941 Hennig, Arb. morphol. taxon. Ent. 8, p. 59: *Sphyracephala.*
1942 Hennig, in Lindner, Flieg. pal. Reg. 39c Diopsidae, p. 7: *Sphyracephala.*
Synonym ?: *breviata* Meunier 1903, Ann. Sci. Nat. (1902), p. 404, Taf. 2, Fig. 9—11 (Vorderbein, Flügel, Scutellum): *Sphyracephala.*

Vorliegendes Material:

1 Exemplar (Nr. Z 4014, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg; Holotypus von *Sphyracephala breviata* Meunier).

1 Exemplar ohne Nummer (Bernsteinsammlung der Universität Königsberg).

Ob die Namen *succini* und *breviata* sich wirklich auf dieselbe Art beziehen, würde sich nur mit Hilfe der Typen von *succini* feststellen lassen, die aber wahrscheinlich nicht erhalten sind. Es gibt aber keine Gründe für die Annahme, daß im Baltischen Bernstein mehr als eine zu den Diopsidae gehörende Art vorliegt. Über die Merkmale dieser Art ist über das oben Gesagte hinaus nichts Bemerkenswertes festzustellen. Bei dem Exemplar ohne Nummer scheint eine braune Querbindenzeichnung auf dem Flügel vorhanden zu sein. Genaueres läßt sich aber nicht angeben, da die Flügel größtenteils von einer feinen Luftschicht überzogen sind.

Wahrscheinlich gehören zu dieser Art auch die von verschiedenen älteren Autoren (verzeichnet bei HANDLIRSCH 1908) aus dem Baltischen Bernstein gemeldeten unbenannten Arten der Gattung „*Diopsis*".

Familie **Psilidae** (Nothyboidea)

Fossile Psilidae sind bisher nicht mit Sicherheit bekannt.

Aus dem Baltischen Bernstein ist meines Wissens keine zu dieser Familie gehörende Art beschrieben worden. LOEW (1861) führt die Psilidae unter den Familien auf, von denen er vollständig gewiß war, sie im Bernstein nicht beobachtet zu haben. Mit den unter dem Namen *Psilites bella* Heer beschriebenen Funden aus dem Untermiozän von Radoboj und aus dem Obermiozän von Oeningen habe ich mich früher (1941 b, p. 9) kritisch auseinandergesetzt. Ihre Zuordnung zu den Psilidae beruht auf so fragwürdigen Voraussetzungen, daß ich mich zu der kategorischen Feststellung veranlaßt sah, über fossile Psilidae sei in Wirklichkeit nichts bekannt.

Die beiden weiter unten beschriebenen Bernsteineinschlüsse gehören dagegen ohne jeden Zweifel zu den Psilidae. Die von mir (1958) für diese Familie angegebenen abgeleiteten Grundplanmerkmale sind bei ihnen mit Sicherheit nachzuweisen. Das gilt nur mit einer Einschränkung hinsichtlich des Fehlens der Spermatheken beim Weibchen; denn dieses Merkmal ist natürlich bei dem Weibchen im Bernstein nicht zu erkennen.

Zu den von mir (1958) angegebenen abgeleiteten Grundplanmerkmalen wäre noch das Fehlen der vorderen Notopleuralborste (n) und der inneren Postalarborste (pa) hinzuzufügen. Es ist also nur 1 n (die hintere) und 1 pa (die äußere) erhalten. Auch diese beiden, bei den Schizophora nicht eben häufigen Merkmale sind bei den Exemplaren im Bernstein vorhanden. Aber sie kommen außer bei den Psilidae auch bei den Nothybidae, Megamerinidae und Diopsidae vor. Möglicherweise besteht zwischen diesen 4 Familien innerhalb der Nothyboidea ein engeres Verwandtschaftsverhältnis (siehe dazu oben, S. 50).

Ganz besonders charakteristisch für die Psilidae ist die Region der Costa-Bruchstelle im Flügel. Die bei den Nothybidae, Megamerinidae und Diopsidae nicht unterbrochene Costa hat bei den Psilidae eine Bruchstelle ziemlich weit vor der Mündung von r_1. Die Subcosta endet unter dieser Bruchstelle und ist mit ihr durch einen hyalinen Streifen verbunden (VERBEKE 1952, p. 5: „Aile à nervure costale interrompue un peu avant l'apex de r_1; nervure sous-costale coupée au même niveau que la précédente, d'ou naît une strie claire qui rejoint l'interruption de la costale et qui se prolonge vers le has en passant par la bifurcation de R_2 et l'apex des cellules basales."). Etwas ähnliches kommt sonst nur noch bei den Trypetidae vor, die aber als Otitoidea keine näheren Verwandtschaftsbeziehungen zu den Psilidae haben. Das Vorhandensein auch dieses Merkmales (neben den anderen, oben genannten Merkmalen) ist also ein besonders untrüglicher Beweis für die Zugehörigkeit der Bernsteinfossilien zu den Psilidae.

Einer besonderen Erwähnung bedarf noch die Ausbildung der Stirnborsten bei den Psilidae. Zum Grundplan der Nothyboidea gehören wahrscheinlich außer den oc, pvt, vte und vti 3 Frontorbitalborsten (ors). Alle diese Borsten sind aber nur bei den Strongylophthalmyiidae und Tanypezidae in annähernd ursprünglicher Ausbildung er-

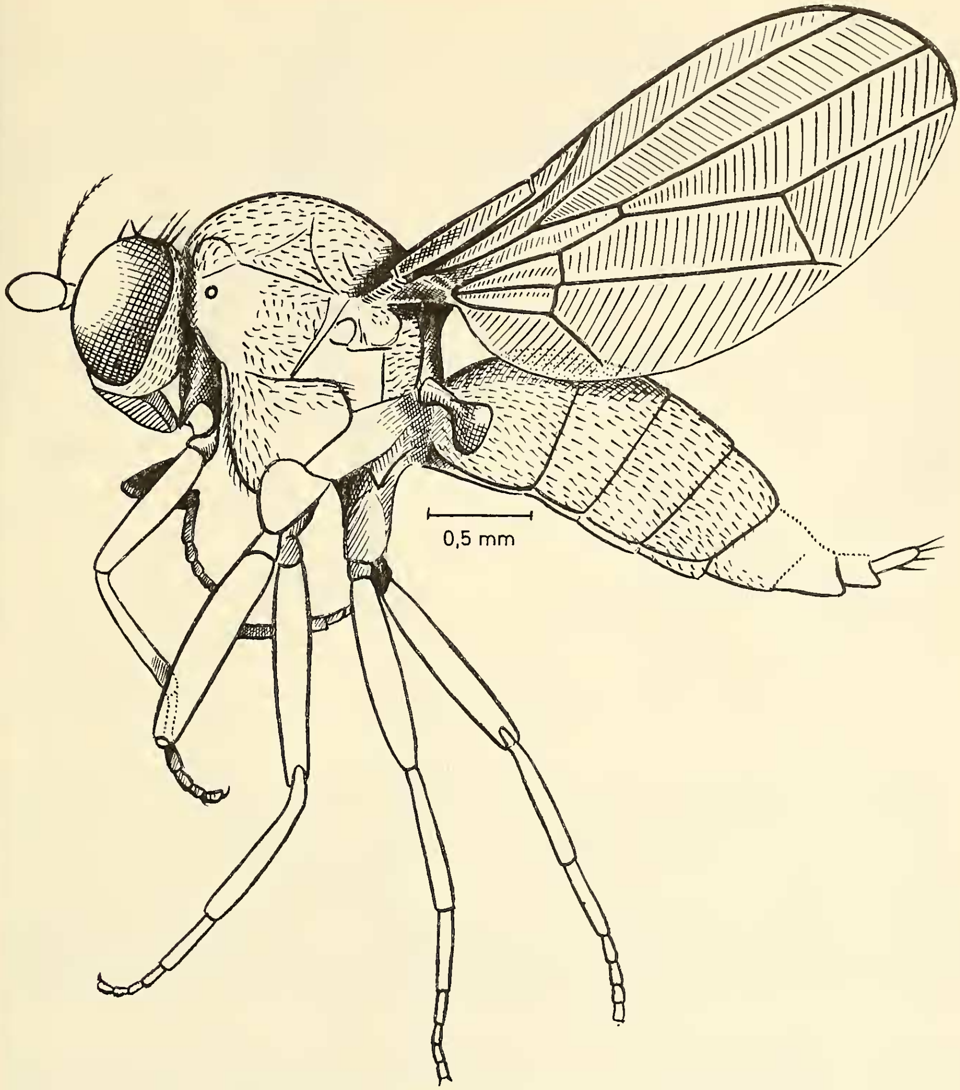


Abb. 60. *Electrochyliza succini* n. sp., Holotypus, ♀. Habitus.

halten. Bei den Psilidae sind nur 2 ors als solche deutlich erkennbar. Einige Psilidae (die Gattung *Chyliza* und einige Arten der Gattung *Psila* s. l.) unterscheiden sich von allen anderen Cyclorrhapha aber dadurch, daß sie scheinbar 3 Paar Vertikalborsten besitzen. Ich habe (1958, Fig. 61, 62) die Fragen offengelassen, ob es sich bei der „überzähligen" Vertikalborste um eine 2. äußere Vertikalborste („2. vte") oder um die oberste Frontorbitalborste („orss") handelt, die nach oben verschoben wurde und zwischen die äußere (vte) und innere (vti) Vertikalborste gerückt ist.

Ich halte diese zuletzt genannte Deutung heute für die bei weitem wahrscheinlichste. Als ursprünglichsten Zustand muß man für die Nothyboidea wie für andere Acalyptraten-Gruppen (z. B. für die mit den Nothyboidea wohl nahe verwandten Micropezoidea) annehmen, daß eine Reihe von 3 oder mehr Frontorbitalborsten (ors) den inneren Augenrand in seiner ganzen Länge begleitete. Bei den Psilidae (aber auch bei anderen Familien der Nothyboidea) läßt sich eine zunehmende Verschiebung der Front-

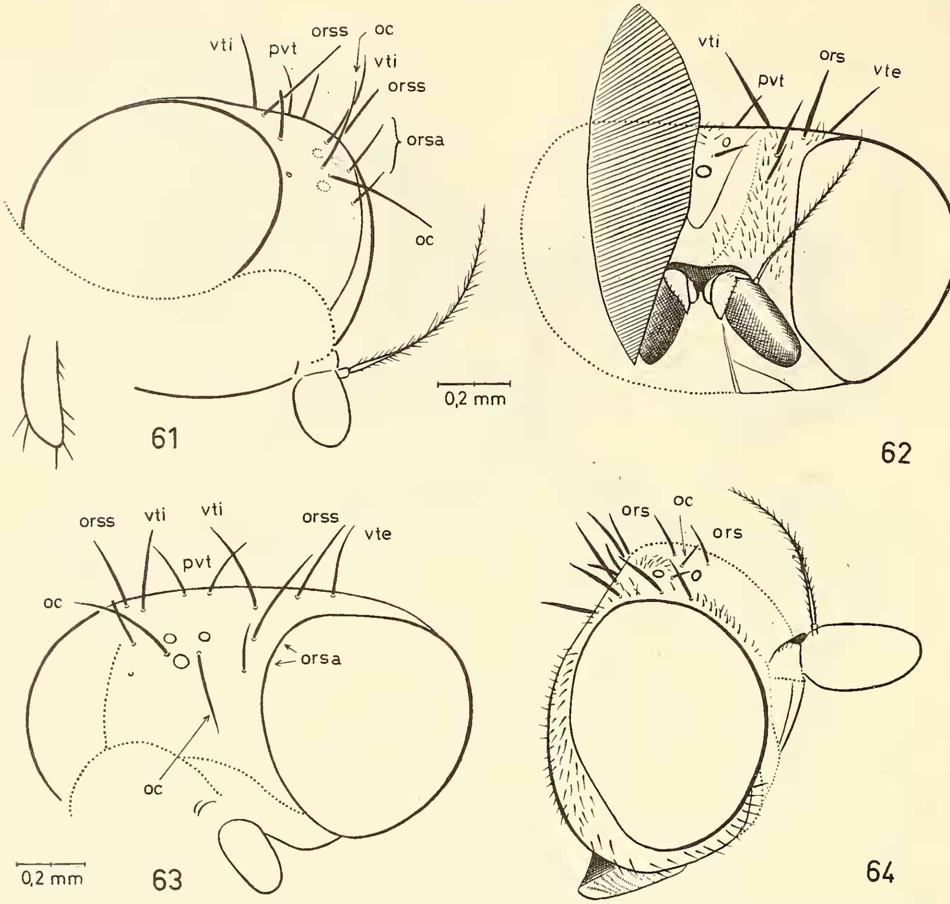


Abb. 61—64. *Electrochyliza succini* n. sp. Kopf. 61: Paratypus ♂, linke und rechte vte nicht sichtbar (linke durch Trübungen, rechte durch orss verdeckt). Links ist der Palpus vergrößert dargestellt. 62: Holotypus. 63: Paratypus; rechte vte nicht sichtbar. 64: Holotypus; rechte vte verdeckt. Der Maßstab ist in allen Abbildungen identisch.

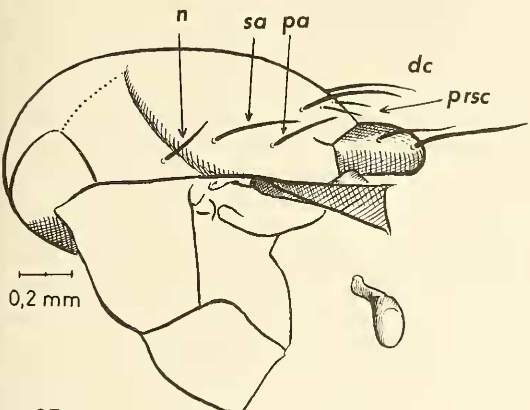
orbitalborsten nach oben beobachten. In einem gewissen Umfange läßt sich diese Tendenz auch am Ozellenhöcker ablesen, der weiter an die Scheitelkante und an die Postvertikalborsten (pvt) heranrückt. Gleichzeitig kommt es anscheinend zu einer Verbreiterung der Stirn, offenbar in Verbindung mit einer Verkleinerung der Augen (vgl. dazu weiter unten). Das drückt sich auch in einem Auseinanderrücken der Vertikalborsten (vte und vti) und in einer Ablösung der Scheitelplatten vom Augenrande (vgl. Hennig 1958, Fig. 61) aus. Die nach oben verschobene Frontorbitalborste (orss) fand auf diese Weise Platz zwischen den beiden Vertikalborsten.

Diese Deutung wird auch nahegelegt dadurch, daß *Electrochyliza succini* aus dem Bernstein, die wohl in die Stammgruppe der rezenten Psilidae gehört, ebenfalls 3 „Vertikalborsten" besitzt, und weiterhin dadurch, daß bei den am meisten abgeleiteten rezenten Formen die 3. „Vertikalborste" (d. h. die nach oben verschobene „orss") ebenso wie die vorderen Frontorbitalborsten (vte und vti) erhalten bleiben.

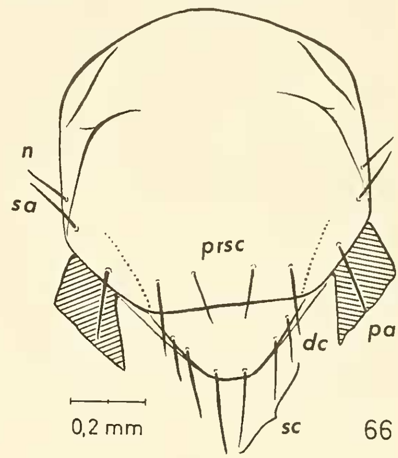
Während die Zugehörigkeit der Bernsteinfossilien zu den Psilidae keinem Zweifel unterliegt, ist ihre Stellung im Rahmen dieser Familie schwerer zu beurteilen. Zunächst muß festgestellt werden, daß die Gattung *Strongylophthalmyia*, die noch heute vielfach in diese Familie gestellt wird, nicht zu den Psilidae gehört. Gute Gründe sprechen dafür,

daß die Strongylophthalmyiidae (mit der einzigen Gattung *Strongylophthalmyia*) mit den Tanypezidae näher verwandt sind als mit den Psilidae (HENNIG 1958; siehe dazu auch S. 50).

Unter den nach Ausschluß von *Strongylophthalmyia* bei den Psilidae verbleibenden Gattungen scheint ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen zwischen der Gattung *Chyliza* einerseits und allen übrigen Gattungen andererseits:



65



66

Abb. 65 und 66. *Electrochyliza succini* n. sp. 65: Paratypus, Seitenansicht des Thorax. 66: Holotypus, Dorsalansicht des Thorax.

Die Gattung *Chyliza* (Tribus Chylizini) besitzt überwiegend ursprüngliche Merkmale: die Augen sind nicht verkleinert (ihr Umriß ist vertikal elliptisch); der Mundrand reicht nicht zurück; im männlichen Postabdomen sind die Paralobi (Surstyli) des Hypopygiums erhalten. Ob auch das Vorhandensein von Praescutellarborsten (prsc) und von 3 oder 2 Paar Scutellarborsten (sc) ursprüngliche Merkmale sind, ist schwer zu beurteilen. Ein abgeleitetes Merkmal ist die Verschmelzung des 6. und 7. Tergites im männlichen Postabdomen (VERBEKE 1952) und zweifellos auch die charakteristische trogartige Ausbildung dieses Segmentkomplexes (vgl. Textfig. 4 bei HENNIG 1941 b und Fig. 1—3 bei FREY 1955). Möglicherweise gehört auch eine Verbreiterung der Palpen zu den abgeleiteten Merkmalen von *Chyliza*. Ich habe (1941 b) als Gattungsmerkmal von *Chyliza* angesehen: „Taster stark verbreitert, spindelförmig", kann aber nicht mit Sicherheit sagen, ob das für alle rezenten Arten der Gattung gilt. Aber die Autoren, die seither orientalische (FREY 1955) und aethiopische (VERBEKE 1952) Arten beschrieben haben, geben nichts Abweichendes an.

Bei den übrigen Gattungen (Tribus Psilini) ist das 6. Tergit des männlichen Postabdomens nicht mit dem 7. verschmolzen. Das ist zweifellos ein ursprüngliches Merkmal. Andererseits fehlen die Paralobi (Surstyli) des männlichen Hypopygiums. Die Augen sind verkleinert und mehr oder weniger rundlich. Dadurch erscheinen die Backen sehr breit. Der Mundrand weicht zurück. So ergibt sich ein sehr charakteristisches Kopfprofil (vgl. Tafel I, Fig. 1—8 im Vergleich mit Fig. 9 bei HENNIG 1941 b). Bei abgeleiteten Arten der Tribus Psilini kommt es zu einer Reduktion der Frontorbitalborsten, insbesondere der obersten („orss"), der scheinbaren 3. „Vertikalborste".

Die beiden Tribus Chylizini und Psilini zeigen also die charakteristische Verteilung ursprünglicher und abgeleiteter Merkmale („Heterobathmie der Merkmale"), wie sie für Schwestergruppen kennzeichnend ist.

Versucht man die Fossilien aus dem Bernstein mit Hilfe einer Bestimmungstabelle für die Gattungen der rezenten Psilidae (z. B. HENNIG 1941 b, VERBEKE 1952) zu be-

stimmen, so gelangt man zur Gattung *Chyliza*. Aber die diagnostischen Merkmale, die in diesen Bestimmungstabellen für die Gattung *Chyliza* angegeben werden, sind ausschließlich plesiomorphe Merkmale. Sie müssen auch bei den gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Psilidae, die noch weder Chylizini noch Psilini waren, vorhanden gewesen sein. Die wichtigsten abgeleiteten Merkmale der Chylizini, die im männlichen Kopulationsapparat liegen (siehe oben), sind leider bei den Bernsteinfossilien nicht zu erkennen. Es muß daher versucht werden, mit Hilfe anderer Merkmale zu entscheiden, ob diese zu den Chylizini oder etwa in die Stammgruppe aller rezenten Psilidae gehören.

Bei *Electrochyliza* sind die Taster (nur beim ♂ erkennbar) nicht verbreitert. Wenn verbreiterte Taster für alle rezenten Chylizini charakteristisch sind (siehe dazu oben), dann wäre *Electrochyliza* in diesem Merkmal also ursprünglicher als diese. Im Gesamthabitus macht *Electrochyliza* einen merklich gedrungeneren Eindruck als die schlankeren und grazileren rezenten Arten von *Chyliza*. Das gilt für den Thorax, der kürzer und wesentlich stärker gewölbt ist als bei den rezenten Arten, und ebenso für das Abdomen. Während bei den mir bekannten rezenten Arten das 3. Abdominaltergit kaum mehr als halb so lang ist wie das 1. + 2., ist es bei *Electrochyliza* nicht kürzer als dieses. Man kann auch darin wahrscheinlich ursprüngliche Merkmale der Gattung *Electrochyliza* sehen. Ähnliches gilt wohl für die Behaarung von Kopf, Thorax und Abdomen. Diese ist bei den rezenten Arten verhältnismäßig lang und seidig und hat auf dem Thoraxrücken einen verschiedenen „Strich": Sie ist von der Mittellinie des Mesonotums nach beiden Seiten und von den Seiten des Thoraxrückens nach oben „gekämmt", so daß sich bei wechselnder Beleuchtung Streifenmuster ergeben. Das ist bei *Electrochyliza* nicht der Fall. Hier ist der ganze Körper anscheinend völlig gleichmäßig mit ziemlich feinen Härchen bedeckt, die weder auf dem Mesonotum noch auf den Pleuren besondere Muster bilden. Wahrscheinlich ist das im Vergleich mit *Chyliza* der ursprünglichere Zustand.

Über die Tatsache hinaus, daß *Electrochyliza* mit *Chyliza* ausschließlich ursprüngliche Merkmale teilt, darf man also mit einer gewissen Sicherheit feststellen, daß sie in einigen Merkmalen noch ursprünglicher ist als die rezente Gattung. Abgeleitete Merkmale (bezogen auf den Grundplan der Psilidae) lassen sich bei *Electrochyliza* nicht nachweisen. Rein formal können von *Electrochyliza,* soweit deren Merkmale feststellbar sind, alle rezenten Psilidae abgeleitet werden. Aber es besteht natürlich keinerlei zwingender Grund für eine solche Ableitung. *Electrochyliza* ist ein Beispiel für die Unbestimmbarkeit der phylogenetischen Stellung von Fossilien mit ausschließlich ursprünglichen Merkmalen (vgl. HENNIG 1954, Fig. 269 A—D, p. 382). Es läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob sie in die Stammgruppe der Psilidae oder in die Stammgruppe der Chylizini oder der Psilini gehört. Da aber der Wert von Fossilen vor allem in der Bestimmung des Mindestalters monophyletischer Gruppen liegt, ist es auf Grund der feststellbaren Merkmale nicht erlaubt, *Electrochyliza* zu den Chylizini oder Psilini zu stellen, sei es auch nur in die Stammgruppe einer der beiden Tribus, denn das würde die Folgerung einschließen, daß deren Trennung bereits vor der Bernsteinzeit erfolgt ist.

Aus diesen Überlegungen ergibt sich folgende systematische Gliederung der Psilidae:

Familie Psilidae (rund 170 rezente Arten)

Einzige Unterfamilie Psilinae

- Stammgruppe
  - Einzige bekannte Gattung und Art: *Electrochyliza succini* n. sp. (Baltischer Bernstein)
- Tribus Chylizini
  - Gattung *Chyliza* (incl. *Megachetum*) mit etwa 6 paläarktischen, 8—9 nearktischen, 2—3 neotropischen, 13 orientalischen und 26 aethiopischen Arten
- Tribus Psilini
  - Mehrere Gattungen

Da nicht nachzuweisen ist, daß die beiden Gruppen Chylizini und Psilini zur Bernsteinzeit schon getrennt sind, sind sie nach den bei der Besprechung der Diopsidae angegebenen Grundsätzen (siehe S. 62) nur als Tribus, nicht als Unterfamilien bewertet.

Gattung *Electrochyliza* **novum genus**

Die Gattung stimmt mit der rezenten Gattung *Chyliza* in den meisten erkennbaren Merkmalen überein: die Augen sind groß, mit vertikal-elliptischem Umriß. Infolgedessen ist auch die Breite der Backen gering. Das Untergesicht (die Praefrons) weicht nicht zurück. Ob der obere Hinterkopf so stark konkav ausgehöhlt ist wie bei den rezenten *Chyliza*-Arten, läßt sich nicht mit Sicherheit erkennen. Die Fühlerborste ist nicht verdickt und nur kurz behaart wie bei den meisten rezenten *Chyliza*-Arten (außer Subgenus *Megachetum*). An Kopf- und Thorakalborsten sind vorhanden: 3 ors (die oberste steht zwischen vte und vti; es sind also scheinbar 3 „Vertikalborsten" vorhanden), divergierende pvt, oc, 1 n, 1 sa, 1 pa, 1 dc, 1 prsc und 2—3 Paar sc. In der rezenten Gattung *Chyliza* weichen davon anscheinend nur wenige, von Frey (1955) beschriebene orientalische Arten insofern ab, als bei ihnen nur 1 Paar dc vorhanden ist.

Formal unterscheidet sich *Electrochyliza* von *Chyliza*, wie oben angegeben, durch die gedrungene Gestalt, die gleichmäßig kurze Behaarung und die nicht verbreiterten Palpen (nur beim ♂ erkennbar).

Die Gründe, die mich veranlassen, *Electrochyliza* trotz der verhältnismäßig geringfügig erscheinenden Unterschiede von *Chyliza* zu trennen, sind oben ausführlich geschildert.

Species typica: *Electrochyliza succini* nova species.

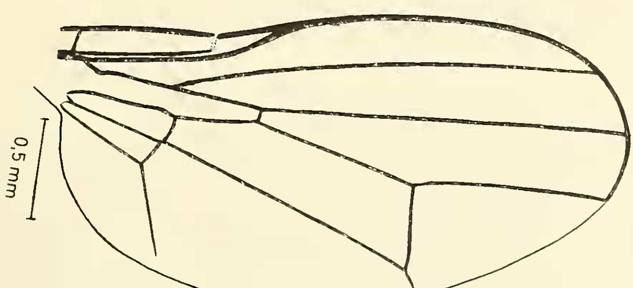


Abb. 67. *Electrochyliza succini* n. sp. Holotypus, ♀. Flügel.

Electrochyliza succini **nova spec.** (Abb. 60—68)

Holotypus: 1 ♀ (Nr. Z 9465, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg).
Paratypus: 1 ♂ (Nr. Z 4739, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg).

Es ist natürlich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die beiden vorliegenden Exemplare wirklich die beiden Geschlechter ein und derselben Art repräsentieren. Sie unterscheiden sich dadurch voneinander, daß beim ♀ 3 Paar deutliche, beim ♂ aber nur 2 Paar sc vorhanden sind. Auch bei rezenten Arten der Gattung *Chyliza* ist das an der Basis des Scutellums stehende Paar manchmal nur sehr schwach entwickelt oder fehlt ganz. Sexualdimorphismus ist mir aber nicht bekannt. Falls ein solcher auftreten sollte, würde man beim ♂ aber tatsächlich das abgeleitetere Merkmal (Fehlen des praebasalen Borstenpaares) erwarten. Ein merklicher Unterschied besteht auch in der Beborstung des Kopfes. Beim ♀ sind alle Borsten deutlich kürzer und kräftiger als beim ♂. Besonders deutlich tritt der Unterschied bei den oc in Erscheinung. Bei Sexualdimorphismus sollte man hier eher das Umgekehrte erwarten. Das beim ♀ ausgestreckte Legrohr weicht nicht erkennbar von anderen ursprünglichen Legrohren der rezenten Psilidae ab.

Die natürliche Färbung läßt sich bei keinem der beiden Exemplare feststellen. Beide sind ziemlich gleichmäßig schwarzbräunlich. Es scheint aber, daß mindestens die Vorderschienen, vielleicht auch die Palpen gelblich und nur an der Spitze dunkler gewesen sind.

Körperlänge etwa 4 mm.

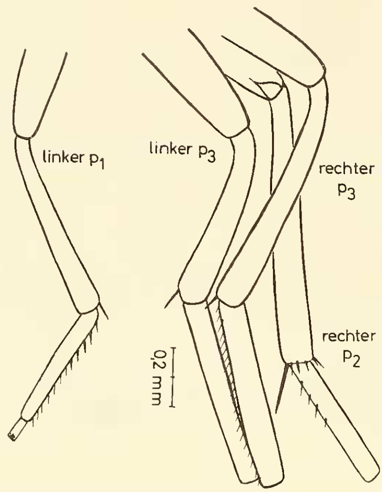


Abb. 68. *Electrochyliza succini* n. sp. Paratypus ♂, Beine.

(Überfamilie Otitoidea)

Diese Überfamilie ist eine der am besten begründeten monophyletischen Teilgruppen der Cyclorrhapha. Es ist daher sehr auffallend, daß von dieser arten- und formenreichen Gruppe nicht eine einzige Art aus dem Baltischen Bernstein beschrieben worden ist. Schon Loew (1861, p. 89) hatte angegeben, niemals einen Vertreter dieser Gruppe („Ortalidae“ und Trypetidae) im Bernstein gesehen zu haben. Das ist um so bemerkenswerter, als das Verbreitungsbild der rezenten Familien mit Sicherheit vermuten läßt, daß einige der in der Überfamilie zusammengeschlossenen Familien, wahrscheinlich sogar alle, zur Bernsteinzeit schon als selbständige Gruppen existiert haben und daß einige wahrscheinlich sogar schon in Teilgruppen aufgespalten waren. Auch darüber, daß die Otitoidea damals auch auf den Nordkontinenten verbreitet waren, gibt es kaum einen Zweifel. Einen Grund für ihr Fehlen im Baltischen Bernstein weiß ich nicht anzuführen.

Meunier (1908) hat aus dem Bernstein allerdings eine Gattung „*Palaeotimia*“ (mit einer Art) beschrieben, die nach seiner Ansicht, wie auch der Name andeutet, „un des chaînons reliant les *Platystoma* aux *Timia* et aux *Ulidia*“ bilden sollte. Aber *Palaeotimia* gehört nicht zu den Otitoidea, sondern zu den Sciomyzoidea (wahrscheinlich zu den Dryomyzidae; siehe dort, S. 72). Wie Handlirsch (1921, p. 268) zu der Angabe kommt, aus dem Baltischen Bernstein seien zwei Arten der Unterfamilie „Ortalidinae“ bekannt, ist mir unklar.

Allgemeines über die Sciomyzoidea und Lauxanioidea

Für die Familien, die ich (1958), mehr oder weniger in Übereinstimmung mit früheren Autoren, auf diese beiden Überfamilien verteilte, hat McAlpine (1963) einen Stammbaumentwurf gegeben, in dem er auch die Merkmale eingezeichnet hat, mit deren Hilfe die Monophylie der einzelnen, von ihm unterschiedenen Familien und Familien-

gruppen begründet werden soll. In einigen Fällen hat er wohl die Verwandtschaftsbeziehungen richtiger gesehen als ich. In anderen muß man ihm, glaube ich, ernsthaft widersprechen.

Ich stimme mit McAlpine darin überein, daß die in den beiden Gruppen Sciomyzoidea und Lauxanioidea zusammengefaßten Familien, die er sämtlich in seinem Stammbaum berücksichtigt, nahe miteinander verwandt sind, genauer gesagt: daß sie zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Allerdings läßt sich das bis jetzt nicht mit Sicherheit begründen, und vielleicht gehören die Periscelidae nicht in diese Gruppe (siehe S. 153). Von den Merkmalen, die McAlpine für den Grundplan (bzw. die Stammform) der Gesamtgruppe angibt, sind zwei (Costa ohne Bruchstellen, Analader vollständig) ausgesprochen plesiomorph: sie gehören zum Grundplan der Cyclorrhapha, ja eigentlich schon zum Grundplan der Dipteren bzw. der Pterygota! Mit ihrer Hilfe kann man also die Monophylie der Gruppe nicht begründen. Ob McAlpine das dritte Merkmal, das Vorhandensein einer Praecoxalbrücke (die in der Literatur auch als Prae- oder Prosternalbrücke bezeichnet wird), als abgeleitetes oder ursprüngliches Merkmal ansieht, wird aus seiner Arbeit nicht ganz deutlich. Dieses Merkmal ist bisher unter allen Cyclorrhapha nur bei den kleinen Familien Helcomyzidae und Rhopalomeridae nachgewiesen, kommt aber nach Speigh (in litt.) auch bei ziemlich vielen anderen Familien vor. Ich halte die Annahme mindestens für unbegründet, daß es zum Grundplan der ganzen Gruppe (Sciomyzoidea + Lauxanioidea) gehört und bei allen Familien, mit Ausnahme der beiden genannten, verlorengegangen ist. Über dieses Merkmal wird aber noch zu sprechen sein.

Auch McAlpine's Annahme, daß die Stammform der ganzen Gruppe eine Küstenform gewesen ist („sea-shore habitat"), scheint mir problematisch und der genaueren Begründung bedürftig, wenn auch auffällt, daß einige Familien gerade dieser Gruppe ausgesprochene Küstenformen sind. Aber sie zeigen dann auch meist spezielle Anpassungen an diese Lebensweise, die den anderen fehlt.

Die von McAlpine gegebene Haupteinteilung der Sciomyzoidea + Lauxanioidea halte ich für ausgesprochen falsch. Er unterscheidet zwei Teilzweige des Stammbaumes, von denen der eine nur die Sepsidae und Rhopalomeridae, der andere alle übrigen Familien umfaßt. Für den zuerst genannten Teilzweig gibt McAlpine ausschließlich abgeleitete (apomorphe), für den zuletzt genannten ausschließlich ursprüngliche (plesiomorphe) Merkmale an. Das widerspricht so offenkundig den Ansprüchen, den die phylogenetische Systematik an die Begründung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen stellen muß, daß die Zurückweisung dieser Einteilung bzw. Stammbaumzeichnung im einzelnen keiner Begründung bedarf; denn diese Ansprüche müssen zweifellos selbst von denjenigen, die kein phylogenetisches System im eigentlichen Sinne wollen, mindestens für Stammbaumzeichnungen als verbindlich anerkannt werden. McAlpine's Darstellungsweise, bei der die Verzweigungen des Stammbaumes durch die Angabe von Merkmalen „begründet" werden, entspricht, ebenso wie ähnliche amerikanische Darstellungen (z. B. Ross 1955; verschiedene Darstellungen von Wirbeltierstammbäumen), nur oberflächlich und ungenau dem Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik (Hennig 1957); denn ihnen fehlt die entscheidend wichtige Unterscheidung zwischen ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalsausprägungen.

Im folgenden sind nur diejenigen Familien der Sciomyzoidea und Lauxanioidea aufgeführt, von denen Funde aus dem Bernstein vorliegen. Dabei sollen aber gelegentlich auch deren Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Familien erörtert und die Auffassungen McAlpine's geprüft werden.

Familie **Dryomyzidae** (Sciomyzoidea)

Es läßt sich leider nicht mit Sicherheit begründen, daß die beiden nachstehend beschriebenen Arten aus dem Baltischen Bernstein zu den Dryomyzidae gehören. Das liegt im wesentlichen daran, daß von den rezenten Arten bisher keine abgeleiteten Merkmale

bekannt sind, mit deren Hilfe sich die Familie als monophyletische Gruppe erweisen läßt. Zu den Dryomyzidae werden alle diejenigen Arten gestellt, denen die abgeleiteten Merkmale der übrigen Familien der Sciomyzoidea und Lauxanioidea fehlen. Diese Merkmale fehlen auch den beiden nachstehend angeführten Arten aus dem Bernstein. Damit können sie aber nur im typologischen Sinne als Dryomyzidae bezeichnet werden: Die Merkmale, in denen sie mit den rezenten Dryomyzidae übereinstimmen, müssen auch bei den gemeinsamen Vorfahren aller Sciomyzoidea und Lauxanoidea vorhanden gewesen sein. Namentlich bei *Prodryomyza* lassen sich keine Merkmale feststellen, die es verbieten würden, alle bekannten Arten dieser beiden Überfamilien von ihr abzuleiten. *Prodryomyza* ist also ein weiteres Beispiel für die Unbestimmbarkeit der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen bei Fossilien mit sehr plesiomorphen Merkmalen (siehe Hennig 1954, Fig. 269 A—D, p. 382).

Wenn ich trotzdem *Prodryomyza* und *Palaeotimia* zu den Dryomyzidae und nicht etwa in die Stammgruppe der Sciomyzoidea + Lauxanioidea stelle, so beruht das auf folgenden Überlegungen: Zu den Dryomyzidae gehören nur etwa 12 einander sehr ähnliche rezente Arten, die ausschließlich (allerdings mit Ausnahme der problematischen chilenischen Gattung *Sciogriphoneura*) in der holarktischen Region vorkommen. Da, wenn alle anderen Methoden versagen, auch die morphologische Ähnlichkeit und die Geschlossenheit des geographischen Verbreitungsgebietes als Gradmesser der phylogenetischen Verwandtschaft verwandt werden können (Hennig 1950), darf man annehmen, daß auch die Dryomyzidae eine monophyletische Gruppe sind. Für alle anderen Familien der Sciomyzoidea und Lauxanioidea ist unmittelbar oder mittelbar erwiesen, daß sie zur Bernsteinzeit schon als selbständge Gruppen existiert haben. Einige von ihnen (siehe vor allem Sciomyzidae, S. 84) waren damals nachweislich schon in Teilgruppen aufgespalten. Da die Dryomyzidae von keiner anderen Familie abgeleitet werden, sondern nur in einem Schwestergruppenverhältnis zu einer von ihnen oder zu einer Familiengruppe stehen können, darf man schließen, daß es zur Bernsteinzeit auch bereits mindestens eine Art gegeben haben muß, von der die rezenten Dryomyzidae, und nur diese, abstammen. Wenn wir *Palaeotimia* und *Prodryomyza* in diese Stammgruppe der Dryomyzidae stellen, so impliziert das also keinerlei Folgerungen hinsichtlich der morphologischen Entwicklung, des Entstehungsalters und der Ausbreitungsgeschichte der Familie, die wir nicht auch aus anderen Voraussetzungen ableiten müßten.

Einige Merkmale, die als freilich sehr gebrechliche Stütze für die tatsächliche Zugehörigkeit der Bernsteinfossilien zu den Dryomyzidae dienen können, sind in der folgenden Beschreibung von *Palaeotimia* und *Prodryomyza* besonders hervorgehoben.

McAlpine (1963) zeichnet in seinem Stammbaumentwurf die Dryomyzidae als Schwestergruppe der Coelopidae, aber er begründet seine Annahme nicht. Das von ihm für beide Familien angeführte Merkmal („large prelabrum") ist ohne Zweifel ein plesiomorphes Merkmal. Mit ihm kann die nahe Verwandtschaft der beiden Gruppen nicht begründet werden. Trotzdem halte ich es für wahrscheinlich, daß McAlpine recht hat. Man muß aber noch nach gültigen Beweisen suchen.

Gegen die Annahme, daß die Bernsteinfossilien (oder mindestens *Prodryomyza*) in die Stammgruppe der Dryomyzidae + Coelopidae gehören, gelten die bereits oben angeführten Gründe: Das Verbreitungsbild spricht dafür, daß diese lange vor der Bernsteinzeit entstanden sind. Dasselbe müßte auch für die Dryomyzidae gelten.

1. *Palaeotimia l'hoesti* Meunier

1908 (1909?) Meunier, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 32, p. 266.
1940 Hennig, Arb. morphol. taxon. Ent. 7, p. 98—91, Fig. 1—2 (Kopf, Flügel).

Den Holotypus (1 ♀ Nr. 2395, Bernsteinsammlung Königsberg) habe ich (1940) untersucht und beschrieben. Leider scheint er nicht erhalten zu sein, so daß ich auf meine früheren Angaben und Zeichnungen verweisen muß, die leider nicht ganz so vollständig sind, wie es wünschenswert wäre.

Für und gegen die Zuordnung der Art zur Stammgruppe der Dryomyzidae gelten die oben angeführten allgemeinen Gründe. Nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu bestimmten Arten oder Artengruppen der rezenten Dryomyzidae, die von STEYSKAL (1957, 1958) revidiert worden sind, lassen sich nicht nachweisen. So muß die Gattung *Palaeotimia* wohl in die Stammgruppe der Dryomyzidae verwiesen werden. In die unmittelbare Vorfahrenreihe der rezenten Arten gehört sie wohl nicht, da von ihrem Flügelgeäder mit seinen stark konvergierenden Längsadern r_{4+5} und m_1 nicht alle rezenten Arten abgeleitet werden können. Obwohl *Palaeotimia* in diesem Merkmal mit gewissen rezenten Arten („*Stenodryomyza*") übereinstimmt, ist es sehr fraglich, ob diese Übereinstimmung als Synapomorphie gedeutet werden darf. Immerhin ist es nicht ganz uninteressant, daß *Palaeotimia* ein Merkmal besitzt, das auch bei rezenten Arten der Familie auftritt.

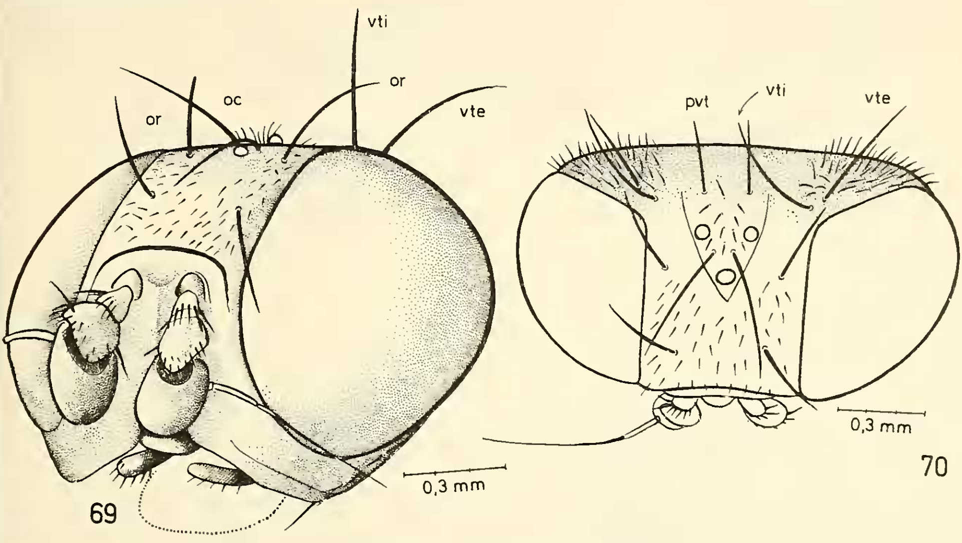


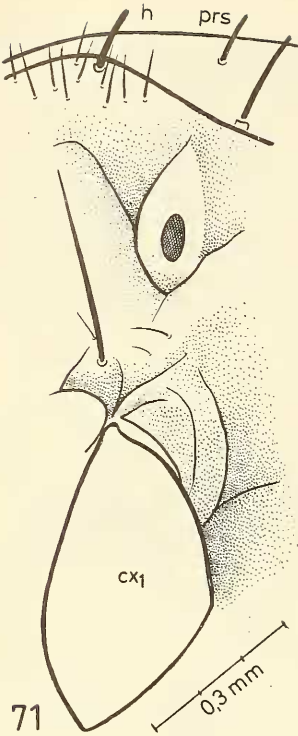
Abb. 69 und 70. *Prodryomyza electrica* n. sp. Holotypus ♂. Kopf.

2. *Prodryomyza electrica* **novum genus, nova spec.** (Abb. 69—77)

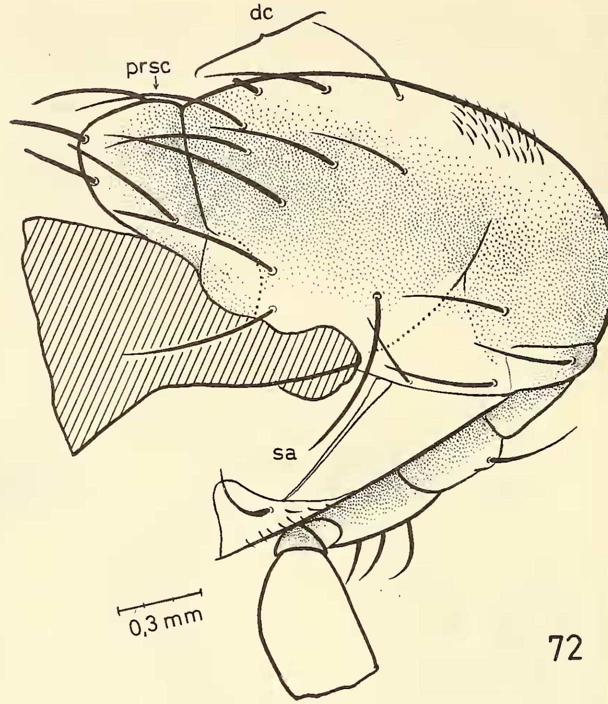
Holotypus: 1 ♂ im geolog.-paläontolog. Institut der Universität Tübingen, Nr. Ar 1299/3.

Von *Palaeotimia* weicht *Prodryomyza* dadurch ab, daß die Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 nicht konvergieren und daß r_1 beborstet ist.

Stirn fein behaart, mit kräftigen, leicht divergierenden pvt, vte, vti, oc, 2 ors (Abb. 69, 70). Bei einigen Helcomyzidae (*Heterocheila*) sind 3 ors vorhanden. Es ist möglich, daß dies ein ursprünglicheres Merkmal ist und daß in dieser Hinsicht also *Prodryomyza* dem Grundplan der Dryomyzidae (bei denen niemals mehr als 2 ors vorkommen) bereits besser entspricht als dem der Sciomyzoidea. Die Lunula liegt frei. Die Fühler sind an der Wurzel ziemlich breit durch einen flachen Kiel getrennt. Darin ist *Prodryomyza* vielleicht ursprünglicher als alle rezenten Dryomyzidae. Sie stimmt in diesem Merkmal mehr mit den Helcomyzidae überein (Symplesiomorphie?). Dasselbe gilt wahrscheinlich für das ganz flache Gesicht, das nicht wie bei den rezenten Dryomyzidae am Mundrande „aufgeworfen" ist. Das 2. und 3. Fühlerglied sind am Ende ziemlich stark beborstet; 3. Fühlerglied elliptisch. Fühlerborste nur äußerst fein behaart, fast nackt. Das 2. Glied der Fühlerborste ist verhältnismäßig lang. Auffällig sind die großen Augen und die entsprechend schmalen Backen (Abb. 70) und sehr schmalen Wangen. Auf den Wangen ist links keinerlei Behaarung erkennbar. Auf der rechten Körperseite sind hinten über der Furche, die die Backen von den Peristomalien trennt,



71



72

Abb. 71 und 72. *Prodryomyza electrica* n. sp. Holotypus, ♂. 71: Propleuralregion. 72: Thorax.

einige sehr feine Härchen erkennbar. Wahrscheinlich war aber die Behaarung der Backen sehr viel feiner und spärlicher als bei den rezenten Dryomyzidae und erst recht natürlich als bei den Helcomyzidae. Die Palpen tragen nur einige sehr kurze Börstchen (ähnlich wie bei den Helcomyzidae), keine kräftigen Apikalborsten wie bei den rezenten Dryomyzidae. In fast allen Merkmalen (mit Ausnahme der dc), die Czerney (1930, in Lindner 38 a) zur Unterscheidung der Dryomyzidae und Helcomyzidae (Czerny behandelt beide als Unterfamilien) anführt, stimmt also *Prodryomyza* nicht mit den Dryomyzidae, sondern mit den Helcomyzidae überein. Da die Augen bei allen rezenten Dryomyzidae und Helcomyzidae (und auch bei den Coelopidae) kleiner (die Backen und auch die Wangen entsprechend breiter) sind als bei *Prodryomyza*, muß man wohl annehmen, daß die Augen bei allen diesen Familien durch Konvergenz verkleinert worden sind. Das geht wohl auch daraus hervor, daß die Helcomyzidae mit den Sepsidae (die große Augen besitzen) näher verwandt sein dürften als mit den Dryomyzidae. Die großen Augen von *Prodryomyza* können also nicht gegen ihre Verwandtschaft mit den Dryomyzidae ins Feld geführt werden.

Thorax (Abb. 71—72, 74) mit 1 h, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 1 prsc, 3 dc (von hinten nach vorn an Länge und Stärke abnehmend) und 2 (Paar) sc. Das Mesonotum ist im übrigen ganz gleichmäßig mit feinen Härchen besetzt. Eine lange und kräftige Propleuralborste ist vorhanden. Dahinter ist eine sehr feine und kurze Propleuralborste vorhanden. Außerdem sind in der Nähe dieser beiden Borsten noch 2 sehr feine Härchen vorhanden. Mesopleura nackt. Sternopleura behaart, in der Nähe des hinteren Oberrandes mit einer sehr langen und kräftigen Sternopleuralborste. Bei den rezenten Dryomyzidae scheinen dagegen am Oberrande der Sternopleura stets mehrere lange und kräftige Borsten vorhanden zu sein. Leider ist nicht zu erkennen, ob das Prosternum

mit der Propleura durch eine Prosternalbrücke verbunden ist (wie bei den Helcomyzidae) oder nicht (wie bei den Dryomyzidae und Coelopidae), da diese Region durch den Kopf verdeckt ist. Es läßt sich aber feststellen, daß Prosternum und Metasternum nackt sind (wie bei allen rezenten Dryomyzidae, nicht behaart wie bei den meisten Helcomyzidae). Die Flügel (Abb. 73) sind leider so übereinandergelegt, verklebt und verbogen, daß sie nicht im ganzen gezeichnet werden können. Wie bei allen rezenten Sciomyzidae sind keine Costabruchstellen vorhanden, und die Mündungen von sc und r_1 sind weit voneinander entfernt. r_1 in den beiden letzten Dritteln mit einer einfachen Reihe von Borsten. Beborstung von r_1 kommt bei den rezenten Helcomyzidae und Coelopidae nicht, wohl aber bei einigen Dryomyzidae vor. Dann ist die r_1 aber meist auf ihrer ganzen Länge beborstet. Bei *Dryomyza setosa* Bigot (nearktisch) fehlt aber nach STEYSKAL (1957) die Beborstung im Basalabschnitt von r_1 ebenfalls. Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 nicht konvergierend, sondern breit getrennt mündend. Leider ist die Basalregion

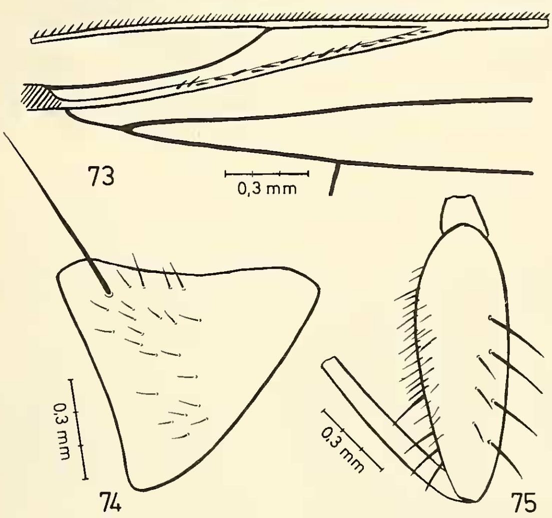


Abb. 73—75. *Prodryomyza electrica* n. sp. Holotypus, ♂. 73: Flügelausschnitt. 74: Sternopleura. Die Krümmung läßt sie am linken oberen Rande etwas verkürzt erscheinen. 75: Rechtes Vorderbein von außen (hinten).

des Flügels fast nicht erkennbar. Immerhin läßt sich an dem einen Flügel mit ziemlicher Sicherheit erkennen, daß die Abschlußader (cu_{1b}) der Analzelle leicht konvex ist und daß sie mit der tb (der Abschlußquerader der vorderen Basalzelle) nicht in einer Linie steht wie bei den Helcomyzidae und Coelopidae. Beide „Queradern" haben ihre normale Stellung wie bei den Dryomyzidae und den meisten Cyclorrhapha (vgl. Fig. 119 bei HENNIG 1958, im Vergleich mit Fig. 120: Coelopidae; die Abbildungen für die Helcomyzidae, Fig. 121, 122, l. c., sind leider nicht korrekt gezeichnet).

Im Abdomen sind die Tergite bei den rezenten Dryomyzidae stark verbreitert. Die Abdominalstigmen liegen, soweit untersucht, in diesen Tergiten. Bei *Prodryomyza* sind die Tergite anscheinend weniger breit. Auf der linken Seite schließen Tergite und Sternite mit den Rändern aneinander. Nur das 5. Tergit und Sternit sind durch die Pleuralmembran etwas getrennt, und hier glaube ich in der Pleuralmembran das 5. Abdominalstigma zu erkennen. Auf der rechten Körperseite ist das Abdomen etwas aufgetrieben. Tergite und Sternite sind hier durch eine breite Pleuralmembran getrennt. In dieser glaube ich die Abdominalstigmen 1—3 zu erkennen. Das 4. Segment ist durch die Beine verdeckt.

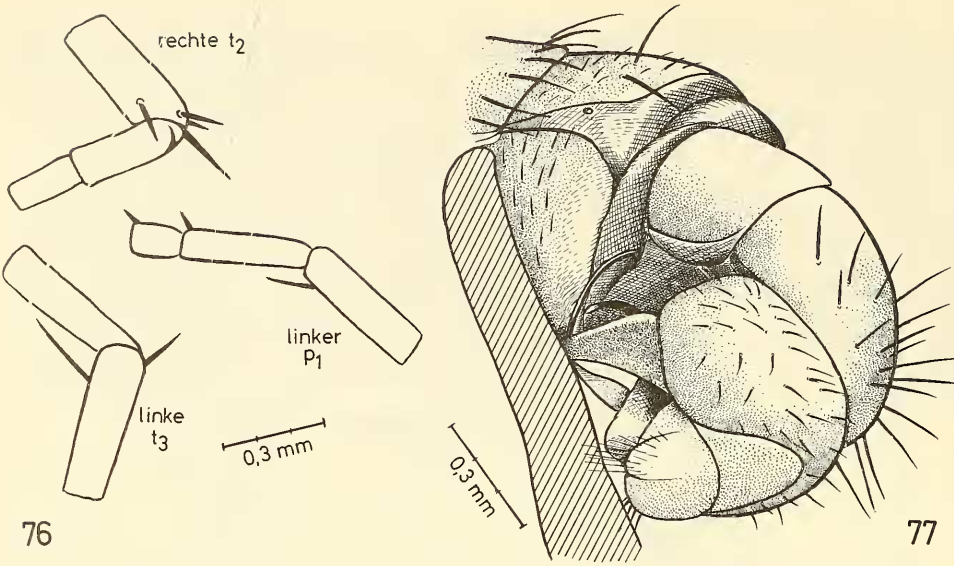


Abb. 76 und 77. *Prodryomyza electrica* n. sp. Holotypus, ♂. 76: Tibien. 77: Endsegmente des Abdomens.

Im Postabdomen (Abb. 77) sind vor dem Hypopygium 2 „Ringe" zu erkennen, von denen der distale wohl als 7. + 8. Tergit, der proximale als 6. Sternit zu deuten ist. Vor dem Paralobus (Surstylus) liegt ein glänzend schwarzer, gebogener Anhang, dessen Verbindung mit den übrigen Teilen des Hypopygiums nicht zu erkennen ist. Er entspricht wohl dem Fortsatz, den Steyskal (1957) bei mehreren *Dryomyza*-Arten (z. B. Fig. 2, 5; auch Hennig 1937 c, Textfig. 4: „f") vor dem Paralobus zeichnet. Der Aedeagus ist anscheinend bandförmig und ähnelt somit dem der rezenten Dryomyzidae (aber auch Coelopidae). Möglicherweise wird es später mit Hilfe der erkennbaren Teile des Hypopygiums möglich sein, die Zugehörigkeit zu den Dryomyzidae sicherer zu begründen, als es heute möglich ist.

Beine (Abb. 76) ohne Besonderheiten. Vorderschenkel verdickt, mit der in der Abb. 75 dargestellten Beborstung. Alle Schienen mit dorsalen Praeapikalborsten. Mittelschiene am Ende mit Borstenkranz. Hinterschiene mit einem einzelnen Ventralsporn. Auf der Hinterseite der Mittelschiene fehlt die bei rezenten Dryomyzidae hier vorhandene Beborstung. Mittel- und Hintermetatarsus am Ende ohne Ventralfortsatz. Steyskal (1958, p. 143) gibt bei den Dryomyzidae im Gegensatz zu den Helcomyzidae ("male fore and hind basitarsi simple") an: "male fore and hind basitarsi usually with apical processes". Aber das scheint ein Irrtum zu sein, denn nach Malloch (1933, p. 326) ist "♂ with thumb nail-like apical ventral process on at least fore and hind metatarsi" gerade ein Merkmal der Helcomyzidae (mit Ausnahme der Gattung *Oedoparea* = *Heterocheila*). Das Merkmal kommt also anscheinend bei beiden Familien vor (Steyskal nennt es bei *Dryomyza bergi* Steysk.), fehlt aber bei *Prodryomyza*.

Körperlänge etwa 6—7 mm. (Das Tier ist stark gestaucht, seine Länge daher schwer meßbar.)

Zu den Dryomyzidae gehören 11 rezente Arten (Steyskal 1957, 1958), die ausschließlich in der holarktischen Region verbreitet sind. Ungeklärt ist die Frage, ob auch die Gattung *Sciogriphoneura* (1 Art in S.-Chile) zu den Dryomyzidae gehört. Malloch (1933) bezeichnete sie als Zwischenglied zwischen den Sciomyzidae und Dryomyzidae. Zu den Sciomyzidae, zu denen sie Malloch stellte, kann sie schon wegen des wohlentwickelten, freiliegenden Praelabrums sicher nicht gehören. Derartige Unklarheiten erschweren natürlich zur Zeit auch die Beurteilung fossiler Formen sehr.

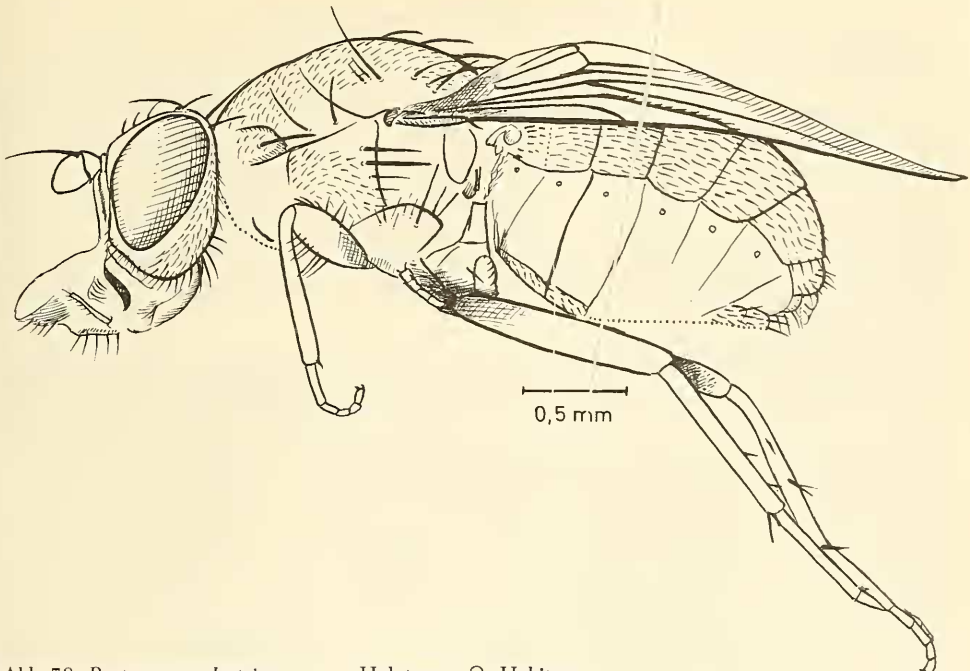


Abb. 78. *Protorygma electricum* n. sp. Holotypus, ♀. Habitus.

Familie **Sepsidae** (Sciomyzoidea)

Die nachstehend beschriebene *Protorygma electricum* (Abb. 78) ist eine der interessantesten, zugleich aber auch eine der am schwersten zu beurteilenden Acalyptraten aus dem Baltischen Bernstein. Das ist um so bemerkenswerter, als sie sich durch ein Merkmal auszeichnet, das nur ganz selten bei den Acalyptratae auftritt: eine Gruppe von steifen Borsten am Unter- und Hinterrande des Metathorakalstigmas. Dieses Merkmal tritt unter den rezenten Familien nur in der Gruppe Sciomyzoidea (sensu HENNIG 1958) auf, in die *Protorygma* auch nach ihren sonstigen Merkmalen zweifellos gehört. Recht charakteristisch ist auch die feste Chitinbrücke zwischen Prosternum und Propleura. Dieses Merkmal ist nach SPEIGH (in litt.) bei den Acalyptratae zwar viel weiter verbreitet, als man bisher dachte. Es scheint aber ebenfalls nicht zum Grundplan der Gesamtgruppe zu gehören. Innerhalb der Sciomyzoidea kommt eine Prosternalbrücke nur bei den Helcomyzoidea und Rhopalomeridae vor, während Metastigmatikalborsten nur bei den Rhopalomeridae und Sepsidae auftreten. Kombiniert kommen beide Merkmale nur bei den Rhopalomeridae vor. Danach könnte man annehmen, daß *Protorygma* zu dieser Familie gehört. Die übrigen Merkmale würden das nicht ausschließen. Zwar zeichnen sich die Rhopalomeridae durch mehrere stark abgeleitete Merkmale (z. B. Kopfbildung, verdickte Schenkel) aus, die ihnen ein fast monströses Aussehen verleihen. Aber da in allen diesen Merkmalen (und ebenso in der nicht verkürzten Analader) *Protorygma* ursprünglicher ist als die Rhopalomeridae, könnte gegen die Ableitung aller rezenten Rhopalomeridae (ausschließlich Rhinotoridae!) von *Protorygma* nichts eingewendet werden. Man könnte sogar deren Verbreitung damit in Einklang bringen: Die Rhopalomeridae sind eine ausschließlich neotropische Gruppe, die nur mit wenigen Arten nordwärts bis Mexiko und Florida vordringt. Aber die Familie muß von Norden her nach Südamerika gekommen sein. *Protorygma* könnte also durchaus

ein ursprünglicher, im ursprünglichen Herkunftsgebiete der Familie verbliebener Vertreter der Familie sein.

Das einzige Merkmal, das mir gegen eine solche Deutung zu sprechen scheint, ist die Form der Analzelle: Bei den Rhopalomeridae ist diese Flügelzelle durch eine annähernd gerade Ader (cu_2) begrenzt, während die Begrenzung der Analzelle bei *Protorygma* ausgesprochen bauchig genannt werden muß: die begrenzende Ader cu_2 ist in der zweiten Hälfte rückläufig. Dieses Merkmal teilt *Protorygma* mit den Sepsidae. Die Sepsidae sind aber, wie gesagt, außer den Rhopalomeridae auch die einzige rezente Familie mit Metastigmatikalborsten. Da auch die Rückläufigkeit der Analzelle ein abgeleitetes Merkmal sein dürfte, würde *Protorygma* also mit den rezenten Sepsidae zwei abgeleitete Merkmale teilen.

Das einzige Merkmal, das der Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen *Protorygma* und den Sepsidae entgegensteht, ist die Prosternalbrücke, die den Sepsidae fehlt. Die Beantwortung der Frage, ob *Protorygma* eine sehr ursprüngliche Sepside sein kann, hängt also von der Deutung dieses Merkmals ab. Ich habe 1958 das Vorhandensein einer Prosternalbrücke als „wohl eindeutig apomorphes Merkmal" bezeichnet und dementsprechend die Träger dieses Merkmales, Helcomyzidae und Rhopalomeridae, für nahe verwandt angesehen. McAlpine (1963) dagegen sieht die Prosternalbrücke als ursprüngliches bzw. zum Grundplan der Sciomyzoidea + Lauxanioidea gehörendes Merkmal an, das bei den Helcomyzidae und Rhopalomeridae erhalten ("praecoxal bridge retained"), bei den Sepsidae aber verlorengegangen ist ("praecoxal bridge lost"). Er stellt in seinem Diagramm die Helcomyzidae zu der (unbenannten) Gruppe, die er als Schwestergruppe den Rhopalomeridae + Sepsidae gegenüberstellt. Aber für diese Gruppe gibt er nur plesiomorphe Merkmale an. Sie kann nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik also nicht als gut begründet gelten.

Ich halte eine andere Deutung für mindestens enbensogut möglich: Die Prosternalbrücke gehört nicht zum Grundplan der Sciomyzoidea, sondern ist als abgeleitetes Merkmal einer Teilgruppe (Helcomyzidae-Rhopalomeridae-Sepsidae) entstanden. Vielleicht spricht auch die Tatsache, daß bei allen drei genannten Familien die 3. Spermatheke reduziert und das Prosternum beborstet ist, dafür, daß sie zusammen eine engere monophyletische Gruppe bilden. Die Prosternalbrücke müßte dann bei den rezenten Sepsidae sekundär reduziert worden sein. Darin stimme ich mit McAlpine überein.

Diese Hypothese würde es gestatten, *Protorygma* als ursprünglichste bekannte Form der Sepsidae anzusehen (Abb. 79). Ihre Zugehörigkeit zu der Gruppe Helcomyzidae-Rhopalomeridae-Sepsidae würde durch das für diese Gruppe charakteristische Grundplanmerkmal „Praecoxalbrücke vorhanden" und wohl auch durch das beborstete Prosternum bewiesen. Leider ist die Zahl der Spermatheken bei den Fossilien nicht feststellbar. Die Zugehörigkeit zu der engeren Gruppe Rhopalomeridae-Sepsidae könnte durch die Metastigmatikalborsten und die Vibrissen (beides: abgeleitete Grundplanmerkmale dieser Familiengruppe) bewiesen werden, ihre Zugehörigkeit zu den Sepsidae schließlich durch die Rückläufigkeit der cu_{1b}. In allen übrigen feststellbaren Merkmalen ist *Protorygma* ursprünglicher als alle rezenten Sepsidae:

Sie hat 4 Paar Frontorbitalborsten (rezente Sepsidae höchstens 3 Paar: *Orygma*), die Praecoxalbrücke ist erhalten (bei allen rezenten: reduziert), die Analader erreicht den Flügelrand noch (bei allen rezenten reduziert, aber Falte bis zum Flügelrand oft noch erkennbar), alle 7 Abdominalstigmen beim Weibchen außerhalb der Tergitränder in der Pleuralmembran (bei den rezenten, soweit bekannt, 6. und 7. Stigma oder alle Stigmen — bei *Orygma* — im Bereich der Tergite), Endsegmente des Legrohres, soweit erkennbar, nicht differenziert (differenziert bei den rezenten, siehe Hennig 1958).

Daraus ergibt sich (zur Begründung siehe Abb. 79) folgendes Bild von der Stellung von *Protorygma* im System der Sepsidae:

Familie Sepsidae

Einzige Unterfamilie: Sepsinae
- Stammgruppe
  - Einzige Gattung und Art: *Protorygma electricum* n. sp.
- Tribus Orygmatini
  - Einzige Gattung und Art: *Orygma luctuosum* Meig.
- Tribus Sepsini
  - Alle übrigen Gattungen der Sepsidae

Protorygma steht zu den rezenten Sepsidae also im gleichen Verwandtschaftsverhältnis wie *Prosphyracephala* zu den rezenten Diopsinae und *Electrochyliza* zu den rezenten Psilidae.

Bei *Protorygma* ist kein einziges Merkmal erkennbar, das es ausschließen würde, alle rezenten Sepsidae (einschließlich *Orygma*) von ihr abzuleiten. Beweisen läßt sich das freilich nicht: Der Gattung *Protorygma* haftet die Unbestimmbarkeit aller Vertreter einer Stammgruppe an (siehe S. 19).

Das Verbreitungsbild der rezenten Sepsidae (vgl. HENNIG 1959, Textfig. 15, 16) ist aber mit der Annahme, daß sie alle erst nach der Bernsteinzeit entstanden sind, gut verträglich. Nimmt man, wie es oben geschehen ist, ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Rhopalomeridae und Sepsidae an, dann besteht zwischen diesen auch ein geographisches Vikarianzverhältnis. Vieles spricht dafür, daß die Rhopalomeridae in Südamerika der Edentatenschicht angehören. Das Schwestergruppenverhältnis zwischen Sepsidae und Rhopalomeridae dürfte daher etwa an der Grenze zwischen Meso- und Neozoikum entstanden sein. Dem würde es entsprechen, daß *Protorygma* aus dem Bernstein schon zu einer der beiden Teilgruppen (Sepsidae) gehört. Auch die Sepsidae selbst sind von Norden her nach Südamerika eingewandert („*Palaeosepsis*"-Gruppe, siehe HENNIG 1949). Das dürfte erst im Jungtertiär geschehen sein, wie ich (1949) wohl richtig angenommen habe (Felidenschicht). *Protorygma* steht daher morphologisch wie zeitlich zwischen der Entstehung der Sepsidae und der Entstehung der rezenten Teilgruppen dieser Familie. Auch die Verbreitung der Helcomyzidae fügt sich diesen Vorstellungen gut ein. Sie kommen auf den Nordkontinenten (Holarktis), im südlichen Südamerika und in Neuseeland vor. Das deutet auf ein mindestens spätmesozoisches Alter der Helcomyzidae. Wenn diese aber in einem Schwestergruppenverhältnis zu den Rhopalomeridae + Sepsidae stehen, und die Trennung dieser beiden Familien an der Grenze zwischen Kreide und Tertiär erfolgt ist, muß das Schwestergruppenverhältnis Helcomyzidae/Rhopalomeridae + Sepsidae noch etwas älter sein. Wir kommen also vom Verbreitungsbilde der Helcomyzidae wie von der Analyse ihrer Beziehungen zu anderen Familien zum selben Ergebnis: spätmesozoisches Alter der Helcomyzidae.

MCALPINE (1963) nimmt an, daß die gemeinsamen Vorfahren aller Sciomyzoidea + Lauxanioidea Strandfliegen (mit "sea-shore habitat") gewesen seien. Ich halte das kaum für begründbar. Die Annahme könnte aber für eine engere Verwandtschaftsgruppe gelten, zu der die Dryomyzidae-Coelopidae und die Helcomyzidae-Rhopalomeridae-Sepsidae gehören. Immerhin gibt es aber bisher auch noch keine stichhaltige Begründung dafür, daß diese 5 Familien zusammen eine engere Verwandtschaftsgruppe bilden, wenn auch manches dafür spricht. Jedenfalls ist es auffällig, daß sowohl die Coelopidae wie auch die Helcomyzidae und die Sepsiden-Gattung *Orygma* (die früher zu den Coelopidae gestellt wurde) Strandfliegen sind. Allerdings kann man für die Vorfahren keine so einseitigen Anpassungen annehmen, wie sie für die Coelopidae und *Orygma* charakteristisch sind. Aber solche Anpassungen fehlen den Helcomyzidae. Nach REMMERT (1960) sind sie Oberflächentiere. Die Coelopidae und *Orygma* dagegen gehören einem Lebensformtyp an, der dem Anwurf-Lückensystem angepaßt ist. Sie müssen sich aus Oberflächenformen, die den Helcomyzidae (bzw. Dryomyzidae) ähnlich waren, entwickelt haben. Andererseits wären die Dryomyzidae, Rhopalomeridae und Sepsini zum Leben im Binnenlande übergegangen.

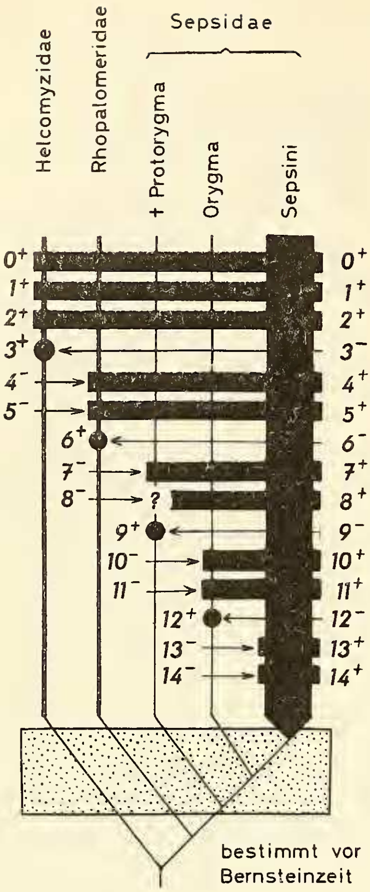


Abb. 79. Systematische Gliederung der Familiengruppe Helcomyzidae — Rhopalomeridae — Sepsidae mit Begründung entsprechend dem Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik. Die im punktierten Feld eingezeichneten Verzweigungen können vor, während oder nach der Bernsteinzeit erfolgt sein.

Erklärung der in Abb. 79 dargestellten Merkmalsverteilung

(Bei den mit * bezeichneten Merkmalen vergleiche die Anmerkungen S. 81—82.)

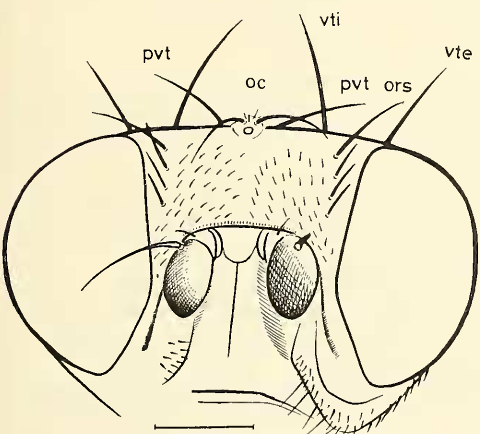
plesiomorphe Ausprägungsstufe		apomorphe Ausprägungsstufe	
(0 -	3 Spermatheken vorhanden)	0 +	2 Spermatheken vorhanden
(1 -	Praecoxalbrücke fehlt primär)	1 +	Praecoxalbrücke vorhanden
(2 -	Prosternum primär nackt)	2 +	Prosternum beborstet
3 -	tb und cu_{1b} nicht in einer Linie*	3 +	tb und cu_{1b} in einer Linie*
4 -	Metastigmatikalborsten fehlen	4 +	Metastigmatikalborsten vorhanden
5 -	Vibrissen fehlen	5 +	vibrissenartige Borsten vorhanden
6 -	keine Rhopalomeridenmerkmale*	6 +	mehrere autapomorphe Merkmale*
7 -	cu_{1b} gerade	7 +	cu_{1b} rückläufig
8 -	Paralobi beweglich*	8 +	Paralobi fest mit dem Epandrium verschmolzen*
9 -	r_1 nackt	9 +	r_1 beborstet
10 -	Praecoxalbrücke vorhanden	10 +	Praecoxalbrücke reduziert
11 -	Legrohr ursprünglich	11 +	Legrohr modifiziert
12 -	keine Strandfliegenmerkmale*	12 +	Anpassungen an das Leben im Strandanwurf-Lückensystem*
13 -	Analader erreicht den Flügelrand	13 +	Analader verkürzt
14 -	Prosternum beborstet*	14 +	Prosternum sekundär nackt*

Von dieser Vorstellung aus lassen sich auch die Übereinstimmungen und Unterschiede zwischen *Protorygma* und *Orygma* verstehen: *Protorygma* stimmt mit *Orygma* in den Merkmalen überein, in denen *Orygma* ursprünglicher ist als die anderen rezenten Sepsidae, und sie ist in manchem noch ursprünglicher und daher den Helcomyzidae noch ähnlicher als *Orygma*. *Orygma* aber unterscheidet sich von *Protorygma* in den autapomorphen Merkmalen, die als Anpassung an das Anwurf-Lückensystem des Strandes zu deuten sind. Diese Lebensweise dürfen wir für *Protorygma* nicht annehmen. In den genannten Anpassungsmerkmalen stimmt *Orygma* durch Konvergenz mit den Coelopidae überein, zu denen sie deshalb früher auch gestellt wurde.

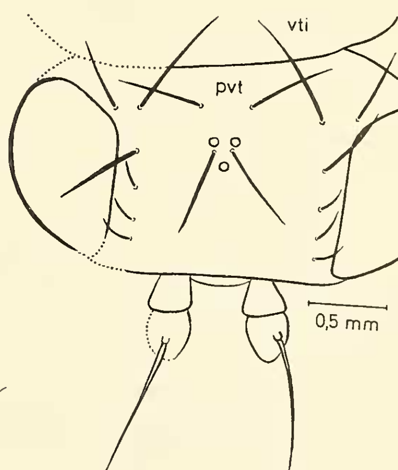
Loew (1861) führt die Sepsidae unter den Familien an, von denen er „vollständig gewiß" war, sie im Bernstein nicht beobachtet zu haben. Auch später ist keine zu dieser Familie gehörende Art beschrieben worden.

Die 3 zuerst genannten Merkmale sind bei allen 3 Familien in apomorpher Ausprägungsstufe vorhanden. Sie begründen die Annahme, daß diese zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Einige der übrigen Merkmale bedürfen der Erklärung.

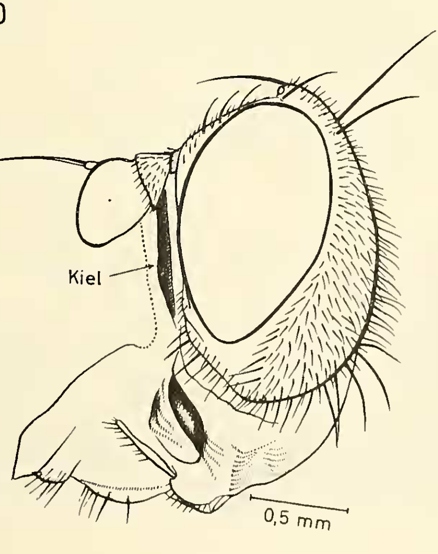
3 – /3 + Bei den Helcomyzidae stehen die Abschlußader der vorderen Basalzelle (tb) und die Abschlußquerader der Analzelle (cu_{1b}) fast in einer Linie. Dieses von Steyskal (1958, p. 142) angegebene Merkmal ist in meinen Abbildungen (1958, Fig. 121, 122) leider nicht korrekt gezeichnet. Es ist auch für die Coelopidae (vgl. Hennig 1958, Fig. 120) charakteristisch.



80



81



82

Abb. 80—82. *Protorygma electricum* n. sp. Holotypus, ♀. Kopf. 80: von vorn; 81: Stirn; 82: Profil.

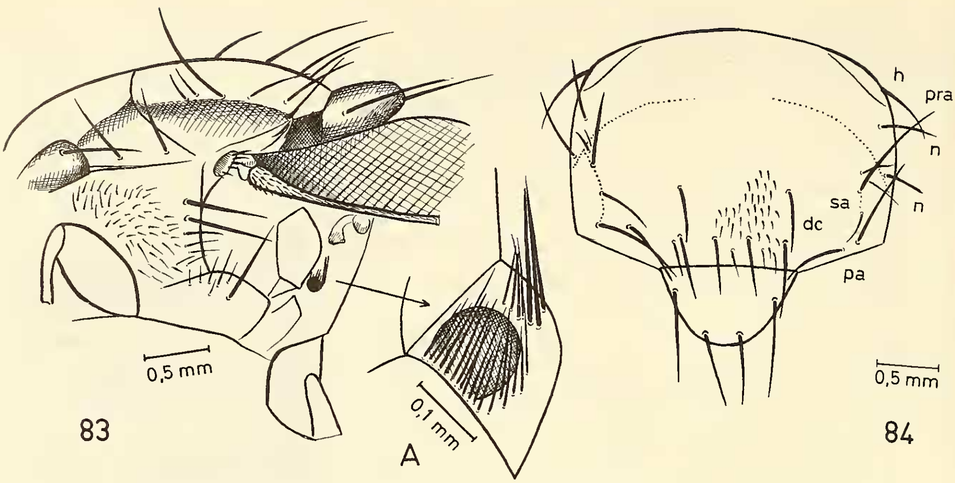


Abb. 83 und 84. *Protorygma electricum* n. sp. Holotypus, ♀. Thorax. 83: Seitenansicht; 84: Dorsalansicht. In Teilfig. 83 A ist das Metathorakalstigma stärker vergrößert dargestellt.

6−/6+ Die Rhopalomeridae sind durch eine Reihe auffälliger abgeleiteter Merkmale als monophyletische Gruppe gut begründet. Diese Merkmale sind hier nicht im einzelnen angeführt, da die Monophylie der Rhopalomeridae nicht zur Debatte steht. Sie sind z. B. bei Hendel (1936—1937) zu finden.

8−/8+ Dieses Merkmal ist bei den Fossilien natürlich nicht festzustellen. Es bleibt daher unsicher, ob bei *Protorygma* die plesiomorphe (8−) oder die apomorphe (8+) Ausprägungsstufe vorhanden ist.

12−/12+ Die rezente Gattung *Orygma* ist durch eine Reihe abgeleiteter Merkmale ausgezeichnet (z. B. Verkleinerung der Augen, Verbreiterung der Backen, Abplattung des Körpers usw.), die zum Teil als Anpassungen an das Leben im Strandanwurf-Lückensystem (Remmert) anzusehen sind. Da nur eine Art bekannt ist und deren Sondermerkmale hier nicht weiter interessieren, sind diese nicht im einzelnen aufgezählt.

14−/14+ Die Deutung des nackten Prosternums bei den Sepsini als abgeleitetes Merkmal ergibt sich aus der Deutung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen auf Grund der übrigen Merkmale, ist also nicht selbständig.

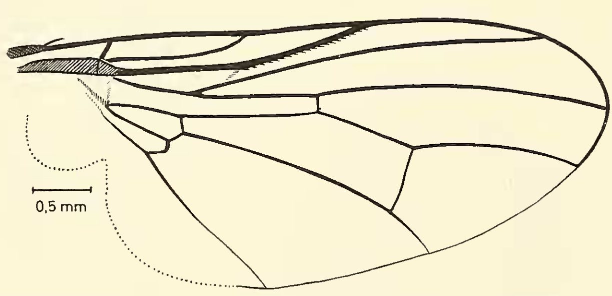
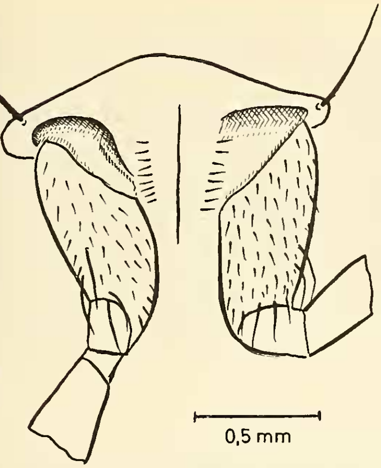
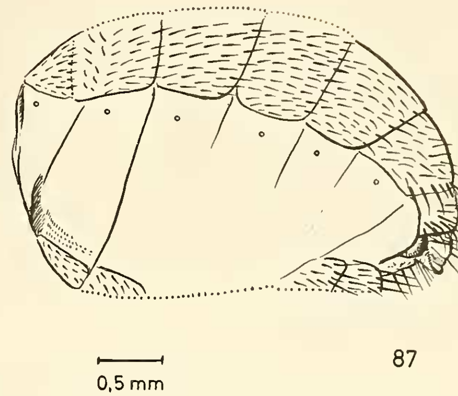


Abb. 85. *Protorygma electricum* n. sp. Holotypus, ♀. Flügel.

Wahrscheinlich haben die Sepsini noch weitere abgeleitete Merkmale (z. B. Reduktion der Kopfborsten: nur höchstens 2 ors usw.), deren vollständige Aufzählung aber hier nicht von Bedeutung ist. Weitere Merkmale ergeben sich aus der Morphologie der Larven, die aber noch zuwenig bekannt sind und die leider auch für die Beurteilung der Fossilien außer Betracht bleiben müssen.

86





87

Abb. 86 und 87. *Protorygma electricum* n. sp. Holotypus, ♀. 86: Prosternalregion; 87: Abdomen.

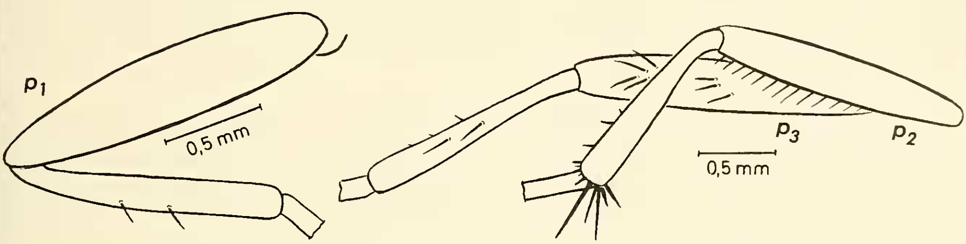


Abb. 88. *Protorygma electricum* n. sp. Holotypus, ♀. Beine.

Protorygma electricum **novum genus, nova spec.** (Abb. 78, 80—88)

Holotypus: 1 ♀ Nr. Z 2291, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Kopf (Abb. 80—82) höher als lang. Augen oben breiter als unten. Backen verhältnismäßig breit. Unterrand der Backen von hinten nach vorn ansteigend. Er ist von mäßig langen und kräftigen Borsten besetzt, die vorn, am Vibrisseneck, den Charakter echter Vibrissen annehmen (etwa 2 längere Borsten jederseits). Über diesen steigen kurze Börstchen noch ziemlich weit auf den Wangen aufwärts. Palpen schmal, am Unterrande beborstet. Rüssel kurz und dick. Das 3. Fühlerglied ist etwa so lang wie breit, ausgesprochen oval (nicht elliptisch): am Ende schmäler als an der Basis. Stirn behaart, auch auf den Orbiten mit nach oben gerichteten Börstchen. Kräftige divergierende pvt, vte, vti, oc und jederseits 4 reklinate ors vorhanden. Die oberste or kräftiger und länger als die 3 vorderen.

Thorax (Abb. 83, 84, 86) mit 1 h, 2 n, 1 sa, 2 pa und 3 dc. Die beiden hinteren dc sind sehr viel länger und kräftiger als das 1. Paar. 1 prsc. Vor der sa 1, über der vorderen pa 2 Börstchen, die etwa so lang und so kräftig sind wie das vordere (kurze) Paar der dc. Auf der linken Körperseite sind vor der sa 2 und über der vorderen pa nur 1 kürzeres Börstchen vorhanden. Pteropleura nackt. Meso- und Sternopleura lang behaart. Am Hinterrande der Mesopleura sind 2 lange und kräftige Mesopleuralborsten vorhanden; am hinteren Oberrande der Sternopleura eine lange und käftige Sternopleuralborste. Eine lange und kräftige Propleuralborste, neben der noch einige sehr kurze Börstchen stehen. Metathorakalstigma am unteren Rande mit langen und kräftigen Borsten, die am Hinterrande von 2 noch längeren Borsten überragt werden. Praecoxalbrücke offenbar vorhanden. Prosternum beborstet.

Im Flügel (Abb. 85) ist der Endabschnitt von r_1 auf der Oberseite beborstet, r_{4+5} und m_1 im Endabschnitt parallel. Analzelle am Ende bauchig begrenzt, cu_{1b} rückläufig. Die Analader erreicht den Flügelrand.

Die 7 Stigmen des Abdomens sind deutlich zu erkennen (das 7. nur bei Betrachtung von hinten). Sie liegen alle in der Pleuralmembran, außerhalb der Tergitränder (Abb. 87).

Vorderschenkel (Abb. 88) oben und unten ziemlich lang und kräftig beborstet. Die Beborstung der Vorderschienen ist nicht mit Sicherheit erkennbar. Es scheinen wenigstens 2 ad vorhanden gewesen zu sein. Mittelschienen am Ende mit Dornenkranz, der besonders auf der Ventralseite aus langen und kräftigen Dornen besteht; 3 pd und anscheinend auch 3 pv scheinen vorhanden zu sein, aber weder dorsale Praeapikalborsten noch sonstige Borsten. Auch Hinterschienen anscheinend mit 2—3 pd und pv.

Körperlänge etwa 7 mm.

Familie **Sciomyzidae** (Sciomyzoidea)

Loew (1861) führt die Sciomyzidae unter den Familien an, deren Vorkommen im Bernstein er für „ziemlich gesichert" hielt. Weder er selbst noch einer der späteren Autoren hat aber eine Art beschrieben. Handlirsch (1921, p. 268) führt die Familie daher aus dem Baltischen Bernstein auch nicht an. Er nennt aber „2 Arten aus dem Eocän des Green River, 2 aus dem Mitteloligocän von Brunstatt, 1 aus dem Oligocän von Brit. Columbien, 1 aus dem Miocän von Florissant und 1 aus dem Quartär Dänemarks", die zu den Gattungen *Sciomyza* und *Tetanocera* gehören sollen. Die aus dem Oligozän beschriebenen und abgebildeten Arten der Gattungen „*Sciomyza*" (Scudder 1877—1890) und „*Tetanocera*" (Förster 1891, Zitate siehe Handlirsch 1908) würde ich nach den Beschreibungen und Abbildungen nicht einmal als Sciomyzidae zu identifizieren wagen.

Mit den beiden von Théobald (1937) aus dem Oligozän von Aix-en-Provence und Céreste beschriebenen Arten („*Tetanocera*" *variciliata* und „*Tetanocera*" *alireticulata*) steht es nicht viel besser. Die Abbildungen von *T. variciliata* erinnert zwar vor allem durch die Fühlerhaltung des abgebildeten Tieres an *Tetanocera*, aber es ist sehr fraglich, ob das genügt, um das Tier überhaupt nur der Familie Sciomyzidae zuzuweisen. Im übrigen sind die von Théobald beschriebenen Arten erheblich jünger (Stampien) als die Bernsteinfossilien und können schon deshalb die Schlüsse, die man aus deren Untersuchung ziehen muß, kaum beeinflussen.

Die Sciomyzidae sind eine Familie mit verhältnismäßig ursprünglichen Merkmalen. Ich habe (1958, p. 592) die Merkmale aufgezählt, in denen sie mit dem Grundplan der Schizophora übereinstimmen, und ich schrieb damals: „Das sind aber alles plesiomorphe Merkmale, von denen die meisten auch bei anderen Familien vorkommen, die also weder genügen, um die Sciomyzidae als monophyletische Gruppe zu erweisen, noch Aufschluß über die Verwandtschaftsbeziehungen zu geben. Apomorphe Merkmale sind schwer zu finden. Es ist möglich, daß solche bei den Larven vorhanden sind." Alle bisher bekanntgewordenen Larven sind räuberische Feinde von Süßwasserschnecken. Die Stellung der Arten, von denen dies bekanntgeworden ist, im phylogenetischen System der Sciomyzidae (so undurchsichtig dies im einzelnen auch noch sein mag), läßt vermuten, daß die Malacophagie der Larven tatsächlich ein abgeleitetes („apoökes") Merkmal dieser Familie ist, das für deren Monophylie spricht. Leider ist vor allem die Lebensweise der in Neuseeland und Australien verbreiteten Gattungen noch gänzlich unbekannt.

Auch bei den Imagines scheint ein abgeleitetes Merkmal vorhanden zu sein, das ich (1958) übersehen habe: "Labrum (Clypeus) much less developed, usually separated from epistome (= Praefrons) by a large membraneous area and not visible in profile when proboscis is withdrawn" (Malloch 1933). Leider ist auch von diesem Merkmal nicht genau bekannt, inwieweit es bereits zum Grundplan der Sciomyzidae gehört.

Für die Beurteilung der Bernsteinfossilien sind die bestehenden Unklarheiten über die Monophylie der Sciomyzidae als Gesamtgruppe ohne ausschlaggebende Bedeutung; denn sie beziehen sich ja nur darauf, ob einige Gattungen wirklich zu den Sciomyzidae gehören oder nicht. Für die Bernsteinfossilien aber läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß sie zu mehreren Teilgruppen der Sciomyzidae gehören, die, zusammen genommen mit oder ohne die strittigen Gattungen, wirklich eine monophyletische Gruppe bilden.

Lange Zeit hindurch wurden von den meisten Autoren in der Familie Sciomyzidae 2 Unterfamilien, Sciomyzinae und Tetanocerinae (= Euthycerinae), unterschieden, denen manchmal auch der Rang von Familien zuerkannt wurde. Erst in neuester Zeit sind andersartige Gruppierungen versucht worden. Besonders wichtig sind die Untersuchungen von VERBEKE (1950) und STEYSKAL (1965). VERBEKE unterscheidet die Unterfamilien Sciomyzinae, Renocerinae, Tetanocerinae und Sepedoninae, STEYSKAL Huttonininae, Salticellinae, Helosciomyzinae, Pelidnopterinae und Sciomyzinae (mit den Tribus Sciomyzini und Tetanocerini). Besonders geeignet als Ausgangspunkt für die weiteren Erörterungen ist die Einteilung von STEYSKAL, weil sie auch die besonders problematischen neuseeländisch-australischen Gattungen berücksichtigt und weil STEYSKAL auch Merkmale verwendet, die VERBEKE nicht beachtet hat.

Umstritten sind zunächst die Huttonininae mit der einzigen Gattung *Huttonina* (Neuseeland). Sie hat nach STEYSKAL im Besitz von 3 Spermatheken ein relativ ursprüngliches, sonst aber recht abgeleitetes Merkmal. HARRISON (1959) meint: "The genus can be considered to be intermediate between the Sciomyzidae and the Sapromyzidae ..." Aber bei den Lauxaniidae ist das 6. Tergit des männlichen Abdomens frei und meist (wahrscheinlich sekundär) vergrößert, so daß es sich auch von außen gesehen ohne wesentliche Verschiedenheit an das 5. Tergit anschließt und den ansehnlichsten Abschnitt des vom Praeabdomen nicht abgesetzten Postabdomens bildet (vgl. HENNIG 1958, p. 157—158). Bei *Huttonina* ist das 6. Tergit dagegen nach STEYSKAL mit dem 7. + 8. („Protandrium") verschmolzen wie bei den Sciomyzidae. Es scheint also, daß Sciomyzidae und Lauxaniidae hier verschiedene Wege gegangen sind und daß *Huttonina* den der Sciomyzidae eingeschlagen hat. Aber die Frage ist nicht geklärt.
Für die Beurteilung der Bernsteinfossilien ist das ohne Bedeutung, da bei keinem von diesen Anzeichen einer näheren Verwandtschaftsbeziehung zu *Huttonina* bestehen.

Die Helosciomyzinae (Gattungen *Helosciomyza*, *Xenosciomyza*, *Polytocus:* Neuseeland und Australien) haben nach STEYSKAL ebenfalls 3 Spermatheken, ein freies 6. Tergit im männlichen Postabdomen und frei in der Pleuralmembran liegende Stigmen des 6. und 7. weiblichen Abdominalsegmentes. In diesen Merkmalen sind sie ursprünglicher als fast alle anderen Sciomyzidae (mit Ausnahme von *Pelidnoptera*, siehe unten). Leider sind diese (inneren bzw. verborgenen) Merkmale bei Fossilien nicht festzustellen. Es gibt aber keine Anzeichen dafür, daß die Bernsteinfossilien mit den Helosciomyzinae (zu denen nach den Angaben von HARRISON 1959 auch die von STEYSKAL nicht erwähnte neuseeländische Gattung *Prosochaeta* gehören dürfte) näher verwandt sind.

Bei den Gattungen, die STEYSKAL in der Unterfamilie Sciomyzinae zusammenfaßt, sind nur 2 Spermatheken vorhanden, das 6. Tergit des Männchens ist mit dem 7. + 8. („Protandrium") verschmolzen (auch VERBEKE gibt das an) und die Stigmen des 6. und 7. weiblichen Abdominalsegmentes liegen gewöhnlich in den Tergiten (vgl. Abb. 137 bei HENNIG 1958). Schon die beiden zuerst genannten, ohne Zweifel abgeleiteten Merkmale dürften genügen, die Sciomyzinae sensu STEYSKAL (mit den Tribus Sciomyzini und Tetanocerini) als monophyletische Gruppe zu begründen.
Es ist nun von hohem Interesse, daß die genannten abgeleiteten Merkmale bei 2 artennamen, auch in der Paläarktis verbreiteten Gattungen, *Pelidnoptera (= Phaeomyia)* und *Salticella,* noch fehlen. STEYSKAL errichtet für sie die Unterfamilien Phaeomyiinae und Salticellinae.

Die ursprünglichsten Merkmale sind bei den Phaeomyiinae vorhanden. Sie allein unter den paläarktischen Sciomyzidae haben nach STEYSKAL 3 (2 + 1) Spermatheken. VERBEKE (1950) stellt die „Phaeomyiina", die den Phaeomyiinae STEYSKAL's entsprechen, als Subtribus zu den „Sciomyzinae" (die den Sciomyzini STEYSKAL's entsprechen) und wirft für sie die Frage auf: «descendants des Helomyzinae?» Das trifft sicherlich nicht zu, da den Phaeomyiinae die abgeleiteten Merkmale der Heleomyzidae fehlen. Wahrscheinlich hat STEYSKAL die Phaeomyiinae richtig beurteilt. Zu ihnen

gehört mit Sicherheit eine Art aus dem Baltischen Bernstein (siehe unten: *Prophaeomyia loewi).*

Bei den Salticellinae, die hinsichtlich der anderen oben angeführten Merkmale (freies 6. Tergit beim Männchen, freies 6. und 7. Abdominalstigma beim Weibchen) mit *Pelidnoptera* übereinstimmen, sind 4 (2 + 2) Spermatheken vorhanden. Es wäre denkbar, daß die 4. Spermatheke durch Teilung der unpaaren Spermatheke des Grundplanes (2 + 1 Spermatheken) entstanden ist. Ebensogut wäre es aber auch möglich, daß bei den Vorfahren der Salticellinae nur 2 Spermatheken vorhanden waren, die sich später beide teilten. So erklärt z. B. McAlpine (1963) das Vorhandensein von 4 Spermatheken bei den Chamaemyiidae. Zu den Salticellinae gehört auch *Prosalticella succini* aus dem Baltischen Bernstein.

Aus alledem scheint sich zu ergeben, daß die Hauptmasse der Sciomyzidae eine monophyletische Gruppe bildet: Sciomyzinae sensu Steyskal. Neben dieser gibt es aber noch einige sehr artenarme andere Gruppen (Huttonininae?, Helosciomyzinae, Phaeomyiinae, Salticellinae) mit zum Teil reliktärer Verbreitung. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser ursprünglichen Gruppen zueinander und zu den Sciomyzinae sind noch ungeklärt. Es ist möglich, daß einige von ihnen (Salticellinae?) mit den Sciomyzinae näher verwandt sind als andere. Die Bernsteinfossilien gehören eindeutig zu den Phaeomyiinae, Salticellinae und Sciomyzinae sensu Steyskal. Formal läßt sich ihre Stellung in dem folgenden System zum Ausdruck bringen:

Familie Sciomyzidae

Unterfamilie Huttonininae (Neuseeland, ? Australien)
Einzige Gattung: *Huttonina*

Unterfamilie Helosciomyzinae (Neuseeland, Australien)
Gattungen: *Prosochaeta, Polytocus, Helosciomyza, Xenosciomyza*

Unterfamilie Phaeomyiinae (Paläarktis)
Stammgruppe: *Prophaeomyia* (Baltischer Bernstein)
Einzige rezente Gattung: *Pelidnoptera (= Phaeomyia)*

Unterfamilie Salticellinae
Stammgruppe: *Prosalticella* (Baltischer Bernstein)
Einzige rezente Gattung: *Salticella* (2 Arten: Paläarktis, Südafrika)

Unterfamilien-Gruppe Sciomyzinae sens. lat. (Sciomyzinae s. Steyskal)

Gruppe I

Unterfamilie Sciomyzinae (s. str.) (Sciomyzini sensu Steyskal)
? Stammgruppe: *Palaeoheteromyza* (Baltischer Bernstein)
Mehrere rezente Gattungen

Gruppe II (Tetanocerini sensu Steyskal)

Gruppe II A

Unterfamilie Tetanocerinae
Mehrere rezente Gattungen

? Unterfamilie Neolimniinae (Neuseeland; Stellung ungeklärt)
Rezente Gattungen: *Neolimnia, Eulimnia*

Gruppe II B

Unterfamilie Renocerinae (holarktisch)
Rezente Gattungen: *Renocera, Hemitelopteryx* u. a.?

Unterfamilie Sepedoninae (80—100 rezente Arten)
? Stammgruppe: *Sepedonites* (Baltischer Bernstein)
Rezente Gattungen: *Sepedomyia, Sepedoninus, Sepedonella, Sepedon* (mit mehreren Untergattungen)

In seiner (unvollständigen) hierarchischen Gliederung entspricht dieses „System" durchaus dem von STEYSKAL (1965). Es unterscheidet sich von ihm nur dadurch, daß den „Sciomyzinae sensu STEYSKAL" und ihren Teilgruppen ein höherer absoluter Rang zugesprochen ist als bei STEYSKAL. Diese Rangerhöhung entspricht dem oben (S. 62) ausführlich begründeten Prinzip, daß denjenigen engsten monophyletischen Gruppen, deren selbständige Existenz zur Bernsteinzeit unmittelbar oder mittelbar erwiesen werden kann, der Rang von Unterfamilien zugesprochen werden soll. Erst dadurch wird die Gliederung der Sciomyzidae derjenigen anderer Familien (Diopsidae, Psilidae, Sepsidae, Chamaemyiidae u. a.), bei denen dasselbe Prinzip angewandt wurde, vergleichbar. Ein wirklich befriedigendes System der Sciomyzidae wird erst aufgestellt werden können, wenn die zur Zeit noch offenen Fragen über die Verwandtschaftsbeziehungen namentlich der relativ ursprünglichen „Unterfamilien" beantwortet sind.

Unterfamilie Phaeomyiinae

Prophaeomyia loewi **novum genus, nova spec.** (Abb. 89—94)

Typen: 2 ♂♂ (im selben Bernsteinblock): Dept. of Palaeontology, British Museum (Nat. Hist.), Nr. In. 22 285. Aus der coll. LOEW (Dr. H. LOEW Colln., Purch. J. A. B. Lord, July 1922). Ein Zettel besagt in der Handschrift LOEW's: „*Sciomyza*. Mein. v. v. Duisb. erh."

Das sehr dunkle, mit Sprüngen und Luftblasen durchsetzte, stabförmige Bernsteinstück enthält 2 Tiere, die schlecht erhalten, mit den Flügeln und dem Abdomen zum Teil an der Oberfläche liegen und hier stark beschädigt sind. Sie haben aber insofern beträchtlichen Wert, weil wohl mindestens teilweise auf ihnen LOEW's Angabe über das Vorkommen der „Gattung *Sciomyza*" im Baltischen Bernstein beruht.

Meiner Ansicht nach besteht kein Zweifel daran, daß *Prophaeomyia loewi* in die Stammgruppe der rezenten Phaeomyiinae gehört. Als diagnostisches Merkmal dieser Gruppe gilt das Vorhandensein von mehreren Borsten oberhalb der Praeapikalborste auf den Mittel- und Hinterschienen (t_2 und t_3). Dieses sonst weder bei anderen Sciomyzidae noch bei verwandten Familien vorkommende und daher wohl als apomorph zu wertende Merkmal ist bei den vorliegenden Tieren klar zu erkennen (Abb. 94).

Charakteristisch ist auch die Beborstung des Endabschnittes von r_1 (Abb. 93). Auch dieses Merkmal kommt meines Wissens unter den Sciomyzidae nur bei den Phaeomyiinae (allerdings nur bei 2 von den 3 bekannten rezenten Arten) vor. Nach STEYSKAL (1965) zeichnen sich die Phaeomyiinae (ebenso wie die in einigen Merkmalen noch ursprünglicheren australisch-neuseeländischen Huttonininae und Helosciomyzinae) durch den Besitz von 3 Spermatheken aus. Dieses ursprüngliche Merkmal ist bei den Fossilien, abgesehen davon, daß nur ♂♂ vorliegen, natürlich nicht zu erkennen.

Das Vorkommen von Phaeomyiinae zur Bernsteinzeit hätte aus dem Nachweis der Salticellinae und Sciomyzinae s. lat. mit Sicherheit erschlossen werden können. Der Nachweis einer tatsächlich zu dieser Gruppe gehörenden Art ist also nichts als die Bestätigung einer auch ohnehin sicheren Annahme.

Der Kopf (Abb. 89—90) der beiden vorliegenden Tiere ist durch Mazeration und Luftblasen schwer erkennbar gemacht. Vorhanden sind, wie bei den rezenten Arten, 1 Paar divergierende pvt, vte, vti, oc und jederseits 2 kräftige ors. Die Stirn ist behaart, ohne Mittelleiste. Von den rezenten Arten zeichnen sich *Pelidnoptera fuscipennis* und *P. fumipennis* durch verhältnismäßig große Augen aus, während bei *P. nigripennis* die Backen stark verbreitert und die Augen queroval sind. Das ist offenbar ein abgeleitetes Merkmal. Auch bei den zuerst genannten Arten sind die Augen schon etwas länger als hoch. *Prophaeomyia* ist eher noch etwas ursprünglicher als alle rezenten Arten: Die Augen sind anscheinend noch höher als lang, doch ist das leider nicht mit

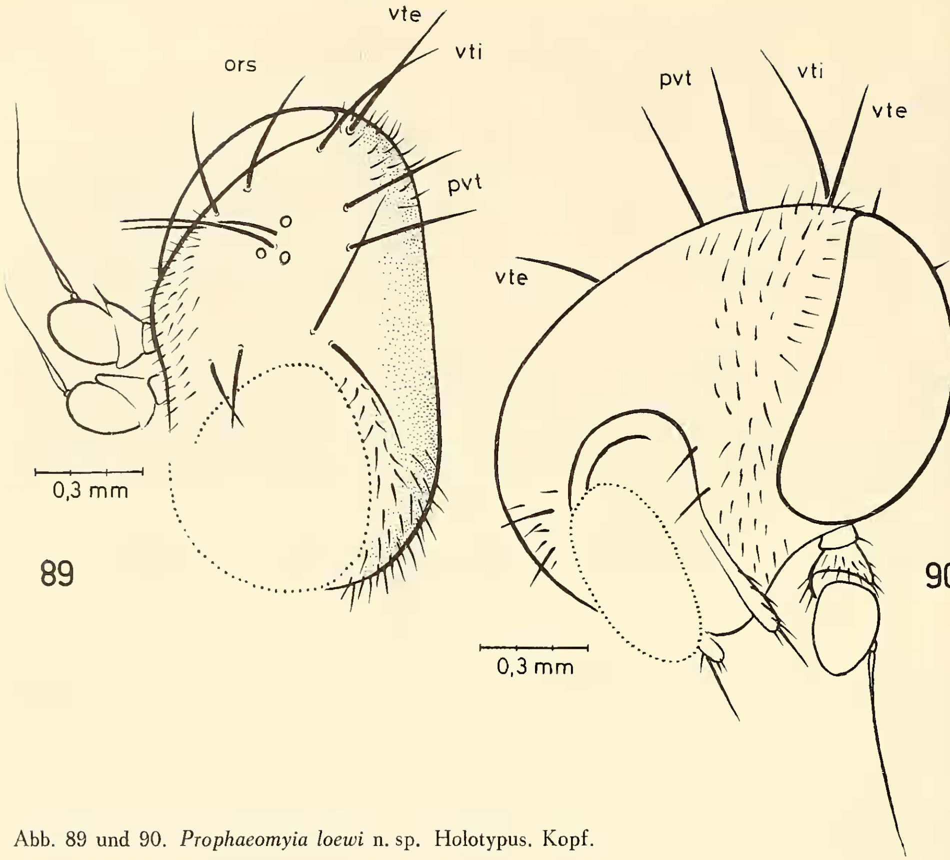


Abb. 89 und 90. *Prophaeomyia loewi* n. sp. Holotypus. Kopf.

aller Sicherheit zu erkennen. Fühler nach vorn gerichtet, 3. Glied kurz oval. Fühlerborste sehr kurz pubeszent, fast nackt erscheinend.

Thorax (Abb. 91, 92) mit 1 h, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 2 kräftigen dc, 1 prsc und 2 (Paar) sc. Vor den dc stehen allerdings noch 3—4 etwas kürzere und schwächere Borsten. Das ist ein für die Sciomyzidae sehr ungewöhnliches Merkmal, in dem *Prophaeomyia* auch von den rezenten Phaeomyiinae abweicht. Ich kenne aber auch ein Exemplar von *Pelidnoptera fuscipennis*, bei dem rechts 3 dc vorhanden sind. Praescutellarborsten sind bei *P. fuscipennis* ausgebildet, fehlen aber bei den anderen rezenten Arten.

Abweichend von den rezenten Arten ist die Beborstung der Pleuren (Abb. 92). Eine lange und kräftige Propleuralborste (pp) ist bei *Prophaeomyia* wie bei den rezenten Arten vorhanden. Bei einem Tier sind zwar rechts 2 pp vorhanden. Es handelt sich dabei aber wohl um eine Anomalie, da auf der linken Körperseite und bei dem anderen Tier auf beiden Körperseiten nur 1 pp vorhanden ist. Bei den rezenten Arten sind Sternopleura und Mesopleura (diese nur am Hinterrande) kurz behaart; längere Borsten fehlen. Dafür sind auf der Pteropleura außer einigen kurzen 2 lange und kräftige Borsten vorhanden. Bei *Prophaeomyia* (Abb. 92) sind Meso- und Pteropleura ganz nackt. Dagegen sind auf der Sternopleura außer einigen kürzeren Börstchen in der Nähe des Oberrandes mehrere lange und kräftige Borsten vorhanden. Deren Zahl scheint etwas zu variieren: während bei dem einen Tier 3 etwa gleich lange und gleich kräftige Borsten vorhanden sind, sind bei dem anderen 2 Borsten etwa gleich lang,

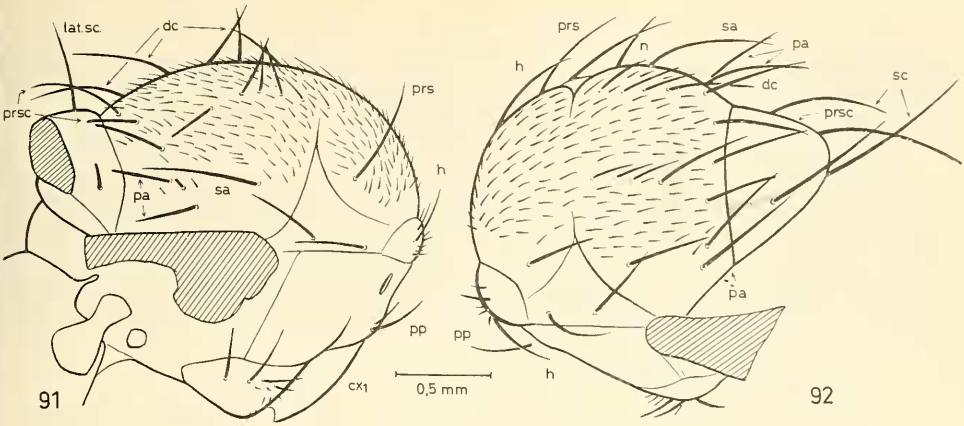
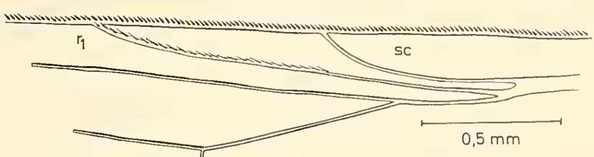


Abb. 91 und 92. *Prophaeomyia loewi* n. sp. Holotypus. Thorax.



93

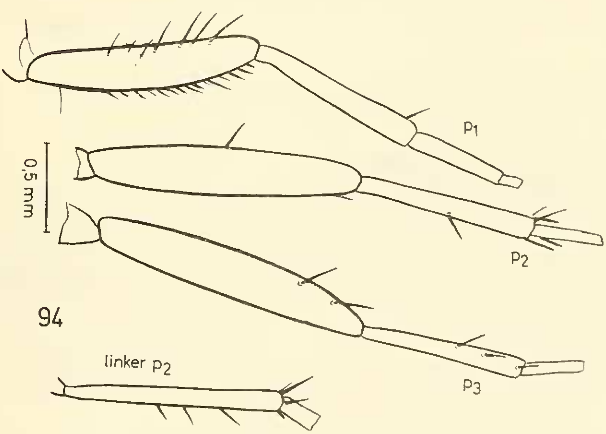


Abb. 93 und 94. *Prophaeomyia loewi* n. sp. Holotypus.
93: Fügelabschnitt; 94: Beine. Die Tibien erscheinen verkürzt, da sie nach unten gerichtet sind.

eine 3. ist wenig und eine 4. noch kürzer. Diese Beborstung der Sternopleuren ist für die Sciomyzidae ganz ungewöhnlich; denn bei den rezenten Arten sind (nach Sack) höchstens 2 Sternopleuralborsten vorhanden.

Der Verlauf des Flügelgeäders (Abb. 93) weicht, soweit feststellbar, nicht von dem der rezenten Sciomyzidae ab. Der Distalabschnitt des Flügels und die Analzelle sind bei keinem der beiden Tiere erhalten. Der Endabschnitt von r_1 ist (von dem Punkte an, der der Mündung von sc gegenüberliegt) beborstet. Die Mündung von r_1 liegt deutlich distal der ta.

Abdomen ohne Besonderheiten.

Alle Schienen (Abb. 94) mit dorsalen Praeapikalborsten. Auf der Hinterseite der Mittelschiene (t_2) sind Borsten vorhanden. Möglicherweise variiert deren Zahl, denn bei einem Tier ist rechts nur 1 Borste erkennbar, während links 3 vorhanden sind. Hinterschiene (t_3) oberhalb der dorsalen Praeapikalborste mit 2 Borsten.

Körperlänge etwa 5 mm.

Die Unterschiede in der Zahl der dc und in der Beborstung der Pleuren scheinen mir, angesichts der entscheidenden Übereinstimmungen, nicht gegen die Zugehörigkeit von *Prophaeomyia* zu den Phaeomyiinae zu sprechen. Die Gattung dürfte in die Stammgruppe dieser Unterfamilie gehören, mit Rücksicht auf die Unterschiede, die wenigstens teilweise (Zahl der Sternopleuralborsten!) wohl sicher als Autapomorphien zu deuten sind, aber nicht in die direkte Vorfahrenreihe der rezenten Arten zu stellen sein.

Die 3 rezenten Arten sind bisher nur aus Europa bekannt.

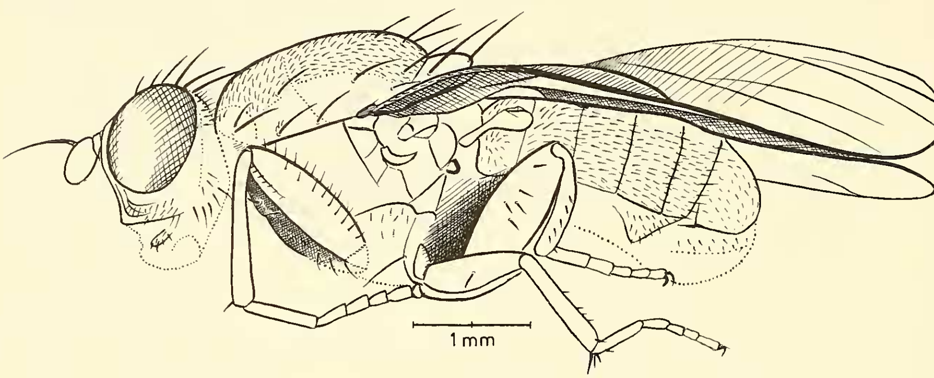


Abb. 95. *Prosalticella succini* n. sp. Holotypus, ♂. Habitus.

Unterfamilie Salticellinae

Zu dieser Unterfamilie gehört nur die rezente Gattung *Salticella* mit 2 Arten (*S. fasciata* in West- und Südeuropa, Nordafrika: Abb. 104, und *S. stuckenbergi* in Südafrika). Sie zeichnet sich durch 4 charakteristische abgeleitete Merkmale aus:

1. 4 Spermatheken (2 + 2) vorhanden (nach STEYSKAL 1965). Dieses Merkmal ist bisher nur von *S. fasciata* Meig. bekannt, bei der zweiten Art (*S. stuckenbergi* Verb.) aber noch nicht untersucht.
2. Vorder- und Hinterschenkel, besonders beim ♂, stark verdickt und unterseits bedornt.
3. Analzelle in einen deutlichen Zipfel ausgezogen.
4. Die Mündungen von r_{4+5} und m_1 liegen dicht nebeneinander und beide vor der Flügelspitze.

Das unter (1) genannte Merkmal ist bei Fossilien natürlich nicht zu erkennen. Das unter (3) genannte, auch bei der Bernsteinform erkennbare Merkmal ist aber so einzigartig unter den Sciomyzidae, daß allein auf Grund dieses Merkmales an der Zugehörigkeit der nachstehend beschriebenen Art zu den Salticellinae nicht gezweifelt werden kann. Außerdem ist bei ihr auch das unter (2) genannte Merkmal vorhanden.

In der Lage der Mündungen von r_{4+5} und m_1 (Merkmal 4) ist dagegen die Bernsteinform ursprünglicher als die rezenten Arten: die Mündungen liegen voneinander entfernt und nicht vor der Flügelspitze. In dieser Hinsicht weicht *Prosalticella* nicht von einem normalen (d. h. ursprünglichen) Sciomyziden-Flügel ab. Ursprünglicher als die rezenten Arten ist *Prosalticella* auch in der Kürze des Analzellenzipfels. Wahrscheinlich ist die Entstehung dieses Zipfels ähnlich zu erklären wie bei den Trypetidae (vgl.

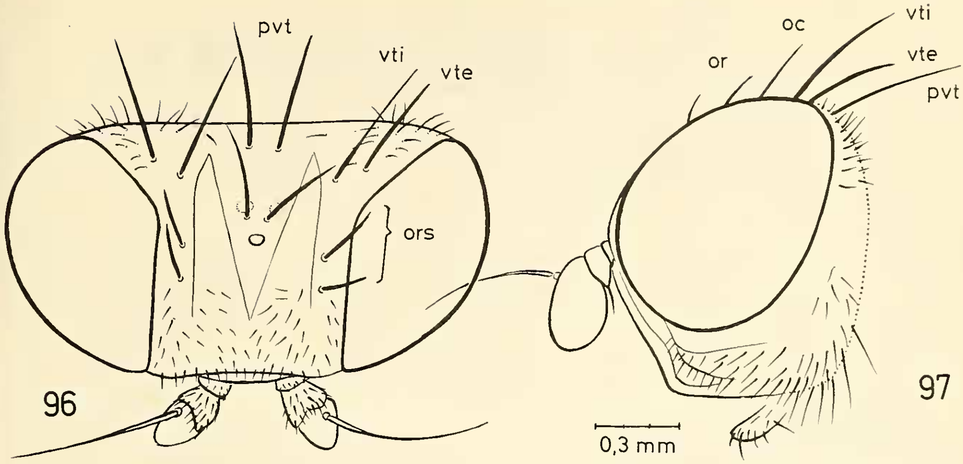


Abb. 96 und 97. *Prosalticella succini* n. sp. Holotypus, ♂. Kopf. 96: Stirnansicht; 97: Profil. Die Bezeichnungen ors (Abb. 96) und or (Abb. 97) sind gleichbedeutend.

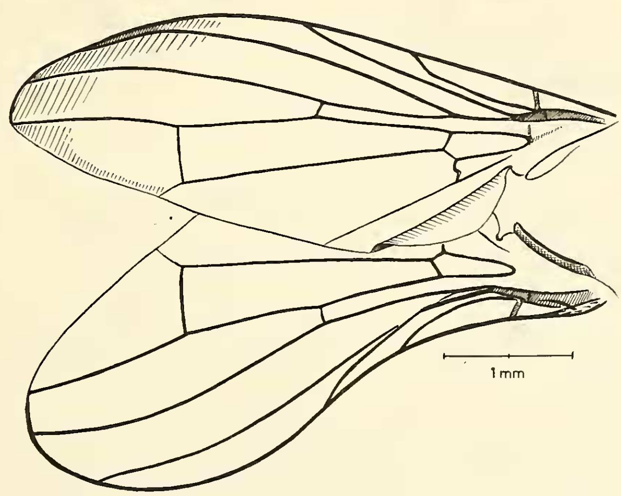


Abb. 98. *Prosalticella succini* n. sp. Holotypus, ♂. Flügel.

HENNIG 1958). Die 3 bekannten Arten der Salticellinae bilden in der Entwicklung des Analzellenzipfels eine deutliche Stufenreihe (Abb. 101—103), die von der fossilen über die südeuropäische zur südafrikanischen Art führt. Es ist interessant, daß, nach der Abbildung VERBEKE's zu urteilen, die zuletzt genannte Art im Begriffe ist, den Analzellenzipfel durch eine Querader abzuschneiden. Eine ganz ähnliche Erscheinung habe ich bei den Trypetidae und Euxestinae beschrieben (1958, Fig. 17 und Fig. 98). Im übrigen ist *Salticella stuckenbergi* aus Südafrika nicht in allen Merkmalen stärker abgeleitet als die europäische Art *S. fasciata:* Im Vorhandensein von 2 ors steht sie der fossilen Art (ebenfalls 2 ors) noch näher als *S. fasciata* (1 ors). Das ist interessant, weil dieses abgeleitete Merkmal vielleicht darauf hinweist, daß die europäische Art nicht einfach ihr heutiges Verbreitungsgebiet seit der Bernsteinzeit bewohnt hat bzw. auf dieses zurückgedrängt worden ist, sondern daß sie einmal aus einem beschränkten Areal, in dem eine der beiden ors verlorenging, ihr heutiges Verbreitungsgebiet wieder erobert hat (vgl. dazu auch S. 11).

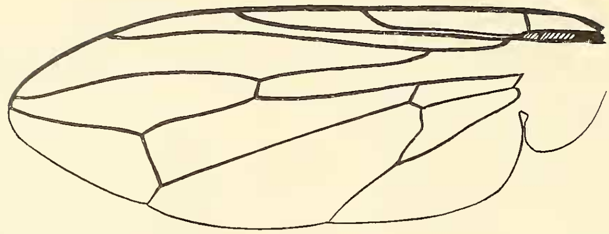


Abb. 99. *Salticella fasciata* Meig. Flügel, gezeichnet nach VERBEKE 1962.

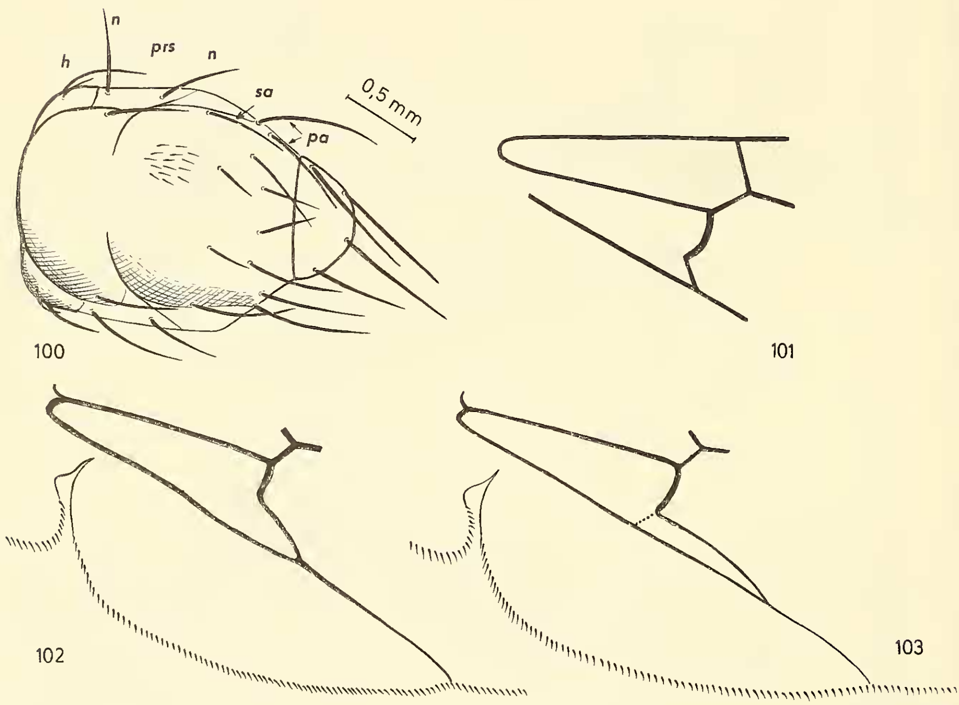


Abb. 100—103. *Prosalticella succini* n. sp. Holotypus, ♂ (100: Thorax; 101: Analzelle), *Salticella fasciata* Meig. (102: Analzelle) und *Salticella stuckenbergi* Verbeke (103, gezeichnet nach VERBEKE 1962).

Eine nähere Verwandtschaft zwischen der fossilen und einer der beiden rezenten Arten ist nicht nachzuweisen. Nach fast allen erkennbaren Merkmalen könnten die beiden rezenten *Salticella*-Arten von *Prosalticella* ohne Schwierigkeiten abgeleitet werden. *Prosalticella* gehört also wohl in die Stammgruppe der Salticellinae. Gegen die Annahme, daß *Prosalticella* in die direkte Vorfahrenreihe der rezenten Gattung *Salticella* gehört, spricht vielleicht das Fehlen der Sternopleuralborsten, die wohl zum Grundplan der Sciomyzidae gehören. Bei *Salticella stuckenbergi* sind (noch?) 2, bei *S. fasciata* ist eine Sternopleuralborste vorhanden. Eine sichere Beurteilung gestattet dieses eine Merkmal aber natürlich nicht.

Prosalticella succini **novum genus, nova spec.** (Abb. 95—98, 100, 101)

Holotypus: 1 ♂ ohne Nummer, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Auf der Stirn sind vorhanden (Abb. 96, 97): divergierende pvt, vte, vti, oc und 2 ors (wie bei *Salticella stuckenbergi* Verb.; bei *S. fasciata* Meig. ist nur 1 ors vor-

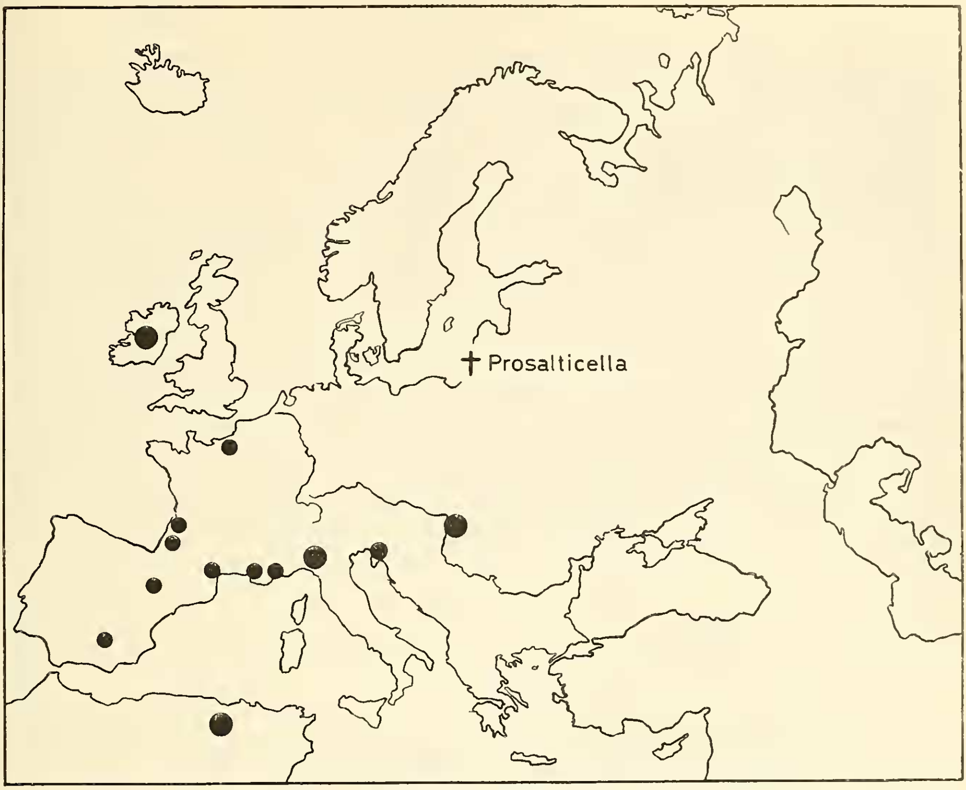


Abb. 104. Geographische Verbreitung der Salticellinae in Europa.

handen). Fühler kurz, das 3. Glied anscheinend wie bei *Salticella fasciata;* bei *S. stuckenbergi* ist es etwa viermal so lang wie breit. Fühlerborste kurz pubeszent, offenbar wie bei *Salticella*. Palpen gelb.

Auf dem Thorax (Abb. 100) sind vorhanden: 2 h (die obere kürzer als die untere), 2 n, 1 prs, 1 sa, 2 pa, 2 dc, 1 prsc, 2 (Paar) sc. Alle diese Borsten sind lang und kräftig ausgebildet. Propleuralborste ziemlich schwach. Mesopleura und Pteropleura ganz nackt. Sternopleura behaart. Eine kräftigere Sternopleuralborste ist jedoch nicht zu erkennen. Bei *Salticella fasciata* ist 1 stpl, bei *S. stuckenbergi* sind 2 stpl vorhanden. Leider ist die rechte Körperseite durch weißliche Trübungen und Luftspalten so verschleiert, daß die Pleuren hier nicht zu erkennen sind. Die linke Körperseite ist aber so klar, daß man das Fehlen kräftiger Sternopleuralborsten bei *Prosalticella* wohl behaupten darf.

Im Flügel (Abb. 98) hat die Costa wie bei allen Sciomyzidae keine Bruchstellen. Die Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 sind annähernd parallel; ihre Mündungen sind einander nicht genähert und liegen nicht vor der Flügelspitze. Analzelle mit kurzem, aber deutlichem Zipfel (Abb. 101). Die Analader erreicht den Flügelrand.

Vorder- und Hinterschenkel verdickt (Abb. 95). f_1 mit verlängerten ad- und pd-Dörnchen. f_3 in der Distalhälfte mit 4 verlängerten ad-Dörnchen. t_3 durch weißliche Trübungen verhüllt, aber anscheinend mit verlängerten ad- und pd-Dörnchen.

Hypopygium sehr groß und kugelig. Einzelheiten sind nicht erkennbar, da der ganze Komplex weitgehend durch weißliche Trübungen verdeckt ist.

Körperlänge etwa 6 mm.

Allgemeines über die Unterfamilie Sciomyzinae sensu lat.

Zu dieser Gruppe gehört die weitaus überwiegende Zahl der bekannten Arten. Die Monophylie der Gruppe wird durch 3 abgeleitete Grundplanmerkmale begründet:

1. Nur 2 Spermatheken vorhanden (Steyskal in litt.).
2. 6. Tergit des männlichen Abdomens nicht frei, sondern mit dem 7. + 8. („Protandrium“) verschmolzen (Verbeke 1950, Steyskal in litt.).
3. 6. und 7. Stigma des weiblichen Abdomens im Tergit (Steyskal in litt.).

Einschränkend muß dazu allerdings gesagt werden, daß die genannten Merkmale wohl nur bei einem Bruchteil der bekannten Arten wirklich untersucht worden sind. Bei den Fossilien ist keines von ihnen erkennbar. Trotzdem ist an der Zugehörigkeit zu der vorliegenden Gruppe bei keiner der nachstehend beschriebenen Arten zu zweifeln, denn sie zeigen deutlich die Merkmale verschiedener Teilgruppen der „Sciomyzinae s. l.“. Steyskal (1965) unterscheidet in der vorliegenden Gruppe, die seiner "Subfamily Sciomyzinae" entspricht, 2 „Tribus“: Sciomyzini und Tetanocerini. Von diesen beiden Gruppen ist die zuletzt genannte als monophyletische Gruppe gut begründet (siehe unten). Gegen die Sciomyzini sensu Steyskal (das ist die Gruppe, die in meiner Übersicht auf S. 86 als „Gruppe I“ auftritt) richtet sich der Verdacht, daß es sich um eine paraphyletische, auf Symplesiomorphie begründete Gruppenbildung handelt. Verbeke (1950), dessen Unterfamilie Sciomyzinae den Sciomyzini Steyskal's entspricht, wenn man die „Phaeomyiina“ (das sind die Phaeomyiinae, siehe oben, S. 85) ausschließt, schreibt zwar: «Les tergites 6 et 7 semblent totalement atrophiés.» Aber das ist wahrscheinlich keine Merkmalsausprägung, in der die Gruppe I stärker abgeleitet ist als die Gruppe II (Tetanocerini sensu Steyskal = Renocerinae + Tetanocerinae + Sepedoninae sensu Verbeke), über die Verbeke schreibt: «Les tergites 6 et 7 sont également confondues avec le huitième sternite» (mit dem „8. Sternit“ ist nach der Auffassung Crampton's, der Verbeke folgt, das 8. Tergit gemeint).

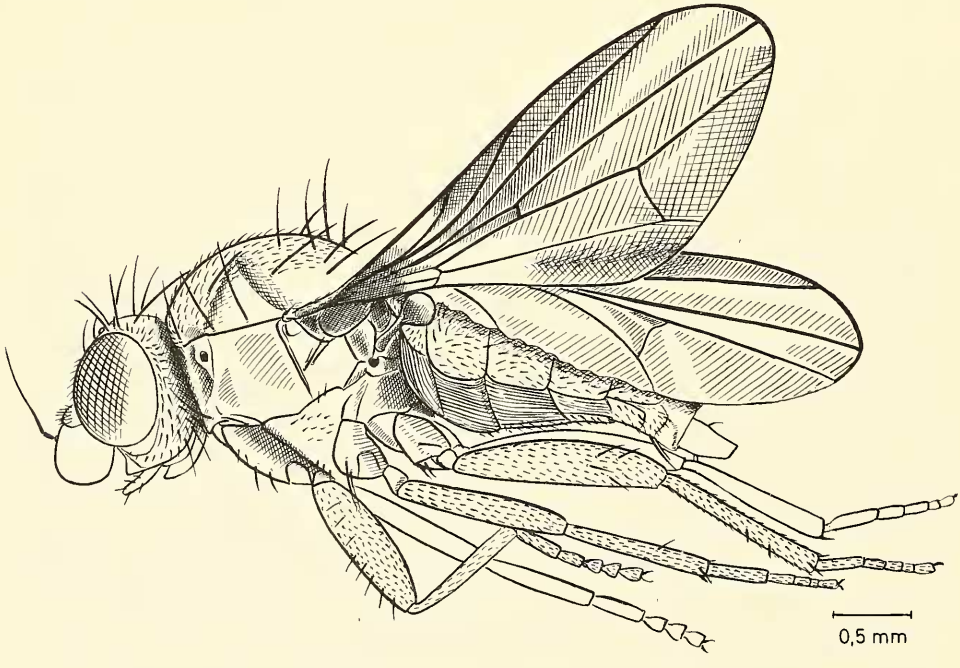


Abb. 105. *Palaeoheteromyza crassicornis* (Meunier). Holotypus, ♂. Habitus.

Unterfamilie Sciomyzinae

Nach dem soeben Gesagten muß noch genauer untersucht werden, ob die Sciomyzinae wirklich eine monophyletische Gruppe sind. Abgeleitete Grundplanmerkmale sind bisher nicht bekannt. Fossilien mit den diagnostischen Merkmalen der „Sciomyzinae“ könnten ebensogut in die Stammgruppe aller Sciomyzinae sensu lat. gehören. Die Annahme, daß es zur Bernsteinzeit schon unmittelbare Vorfahren einiger derjenigen rezenten Gattungen gegeben haben muß, die zu den Sciomyzinae gestellt werden, wird daher weniger durch die nachstehend beschriebene Gattung *Palaeoheteromyza*, sondern durch die zur Gruppe II gehörende Gattung *Sepedonites* gestützt, von der die rezenten Arten der Gruppe I nicht abgeleitet werden können.

Gattung *Palaeoheteromyza* Meunier

(1904, Feuille Nat. 35, p. 26.)

Die Gattung *Palaeoheteromyza* (mit der Art *crassicornis)* wurde von MEUNIER (1904) in der Familie Helomyzidae beschrieben. Das Vorhandensein kräftiger divergierender pvt, das Fehlen der Vibrissen und der Costabruchstellen sowie die Nichterkennbarkeit des Clypeus an der Kopfoberfläche beweisen eindeutig, daß der Typus von *Palaeoheteromyza crassicornis* nicht zu den Heleomyzidae, sondern zu den Sciomyzidae gehört. Genauer läßt sich die systematische Stellung der Gattung *Palaeoheteromyza* leider nicht

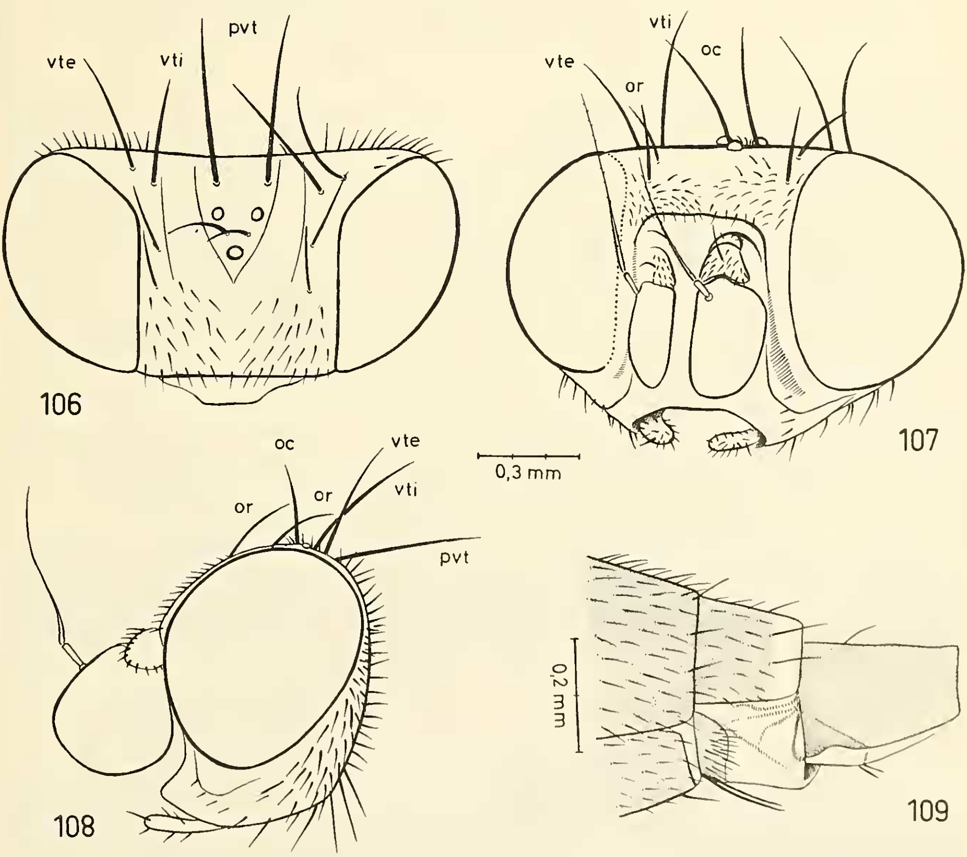


Abb. 106—109. *Palaeoheteromyza crassicornis* (Meunier). Holotypus, ♀. 106—108: Kopf in verschiedenen Ansichten. Maßstab in diesen 3 Abbildungen identisch. 109: Endsegmente des Abdomens.

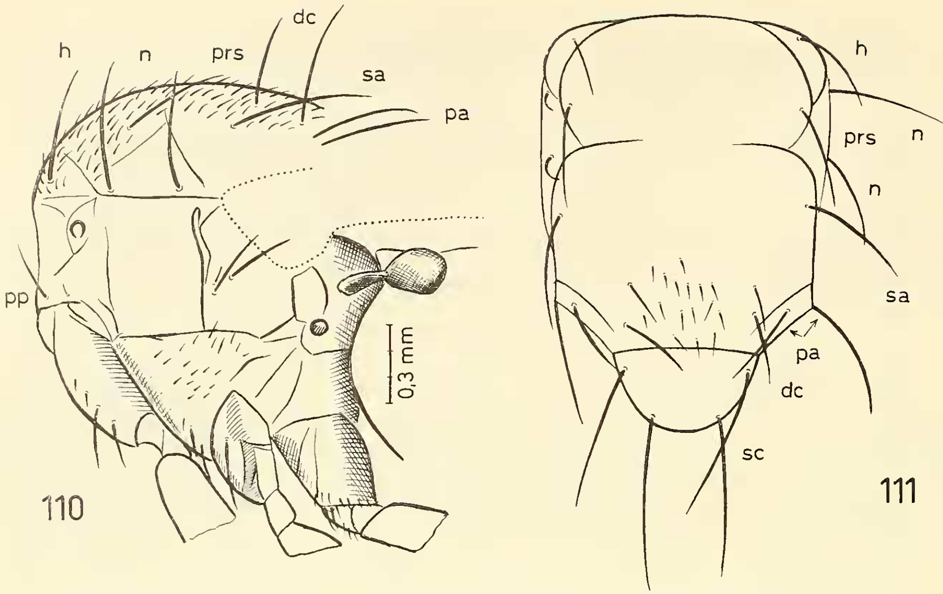


Abb. 110 und 111. *Palaeoheteromyza crassicornis* (Meunier). Holotypus, ♀. Thorax. 110: Seitenansicht; 111: Dorsalansicht.

feststellen. In den Bestimmungstabellen der paläarktischen (SACK 1939), nearktischen (CURRAN 1934) und chilenisch-patagonischen (MALLOCH 1933) Gattungen führt *Palaeoheteromyza* auf *Melina* (bei CURRAN), *Melina (Pal. crassicornis)* bzw. *Shannonia (Pal. curticornis)* bei MALLOCH und auf *Sciomyza* (mit dem Synonym *Melina*) bei SACK. Die Übereinstimmung von *Palaeoheteromyza curticornis* mit der südchilenischen Gattung *Shannonia* auf Grund der von MALLOCH in seiner Bestimmungstabelle verwendeten diagnostischen Merkmale ist sicher zufällig, und die Übereinstimmung von *Palaeoheteromyza crassicornis* mit *Sciomyza* bzw. *Melina* will ebenfalls wenig besagen: In diesen beiden, von SACK miteinander vereinigten Gattungen sind wohl einfach diejenigen rezenten Arten zusammengefaßt, denen die auffälligen Sondermerkmale der übrigen Gattungen fehlen. Selbst wenn man die, bisher nicht bewiesene, aber nicht unwahrscheinliche Annahme machen will, daß die Sciomyzinae eine monophyletische Gruppe sind, läßt sich daher nicht entscheiden, ob *Palaeoheteromyza* in deren Stammgruppe gehört oder ob sie mit einer ihrer Teilgruppen (Gattungen oder Gattungsgruppen) näher verwandt ist.

Vor allem in der Beborstung der Pleuren, aber auch in der Ausbildung des 3. Fühlergliedes unterscheiden sich die beiden nachstehend beschriebenen Arten so sehr voneinander, daß sie von den meisten Autoren wohl in verschiedene Gattungen gestellt werden würden. Aber die Gattungsfrage ist gleichgültig, solange die Verwandtschaftsbeziehungen der beiden Arten nicht genauer beurteilt werden können.

1. *Palaeoheteromyza crassicornis* Meunier (Abb. 105—111)

1904 MEUNIER, Feuille Nat. 35, p. 26, Fig. 10, 11 (Habitus ♀, Fühler).

Holotypus: 1 ♀ Nr. Z 4494, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Stirn (Abb. 106—108) mit divergierenden pvt, oc, vte, vti und jederseits 2 ors. 3. Fühlerglied (Abb. 108) groß und etwas beilförmig. Fühlerborste kurz behaart. Mundöffnung verhältnismäßig klein. Palpen vorstehend. Thoraxrücken (Abb. 111) mit 1 h, 2 n, 1 prs, 1 sa, 2 pa, 2 dc (die vorderen weit hinter der Quernaht) und 2 (Paar) sc. Von der (ziemlich langen) Grundbehaarung des Thorax verschiedene prsc sind nicht

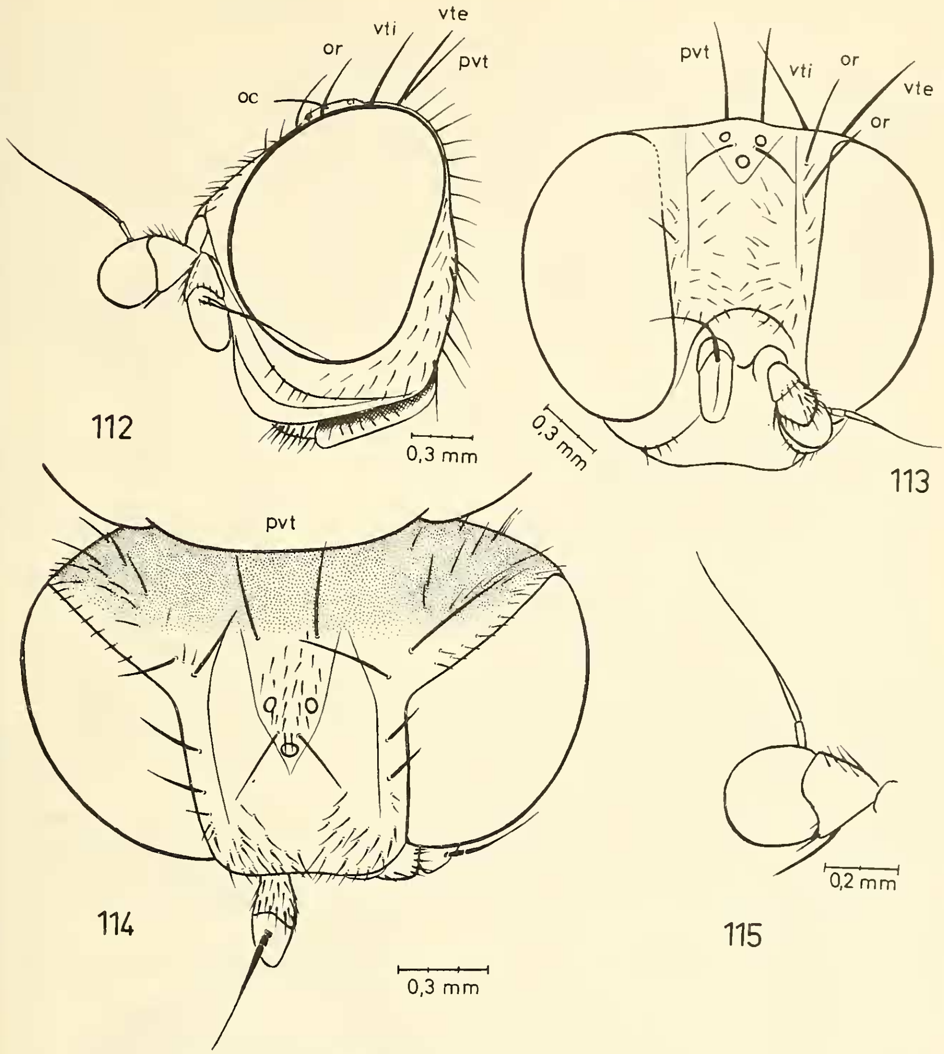


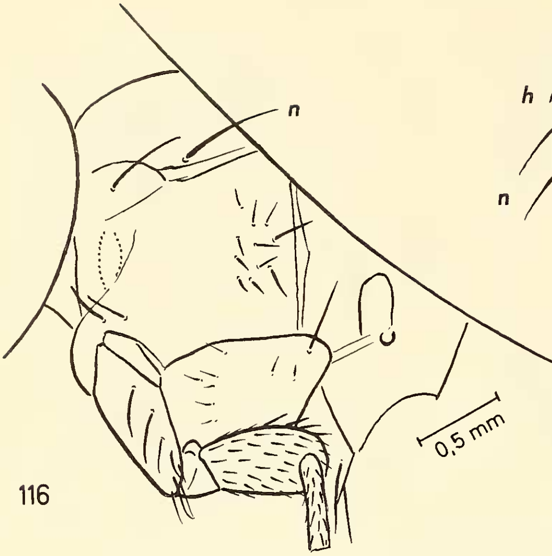
Abb. 112—115. *Palaeoheteromyza curticornis* n. sp. Holotypus, ♀.
112: Kopfprofil; 113: Kopf von vorn; 114: Stirn; 115: Fühler.

zu erkennen. Propleuralborste kräftig. Mesopleura ganz nackt. Sternopleura behaart, aber ohne Sternopleuralborste. Pteropleura mit 3 Borsten, von denen 2 lang und kräftig sind, während die 3. nicht länger und nicht kräftiger ist als die Börstchen auf der Sternopleura (Abb. 110).

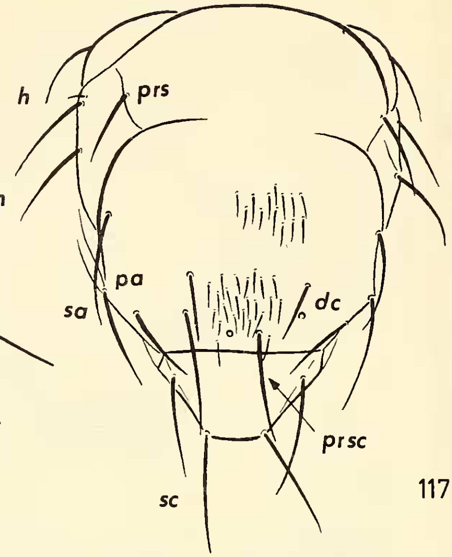
Flügel und Beine ohne Besonderheiten. Die Analader erreicht den Flügelrand.

Körperlänge etwa 4 mm.

Möglicherweise liegt 1 ♂ dieser Art im Museum Kopenhagen („Sam'tanew, Schumann, Min.-Mus. 1863 — 988") vor. Der Körper dieses Tieres ist aber so vollständig mit einer milchig-weißen Schicht überzogen, daß nichts Sicheres zu erkennen ist. Nicht einmal die wichtigen Abschnitte des Flügelgeäders sind zu erkennen, ebensowenig wie die Kopfborsten. Die Borsten, die, dicht weiß umhüllt, erkennbar sind, sprechen nicht gegen die Deutung. Das 3. Flühlerglied ist ebenfalls nur undeutlich erkennbar. Es ist vielleicht nicht so groß wie beim Weibchen.



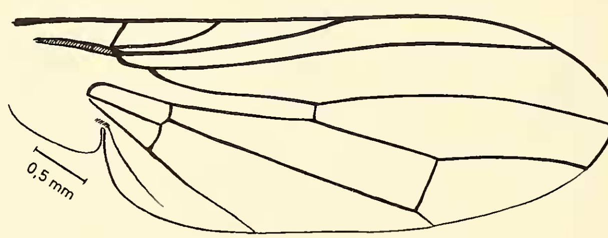
116

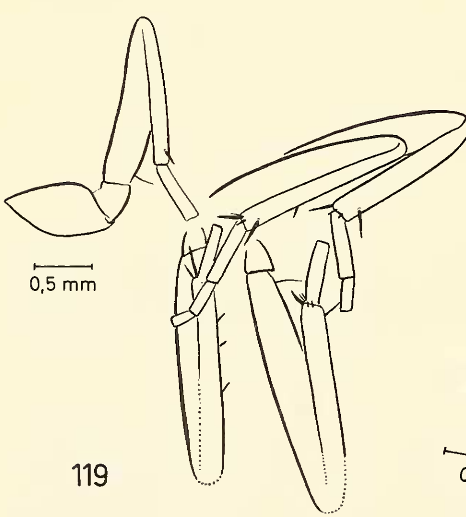


117

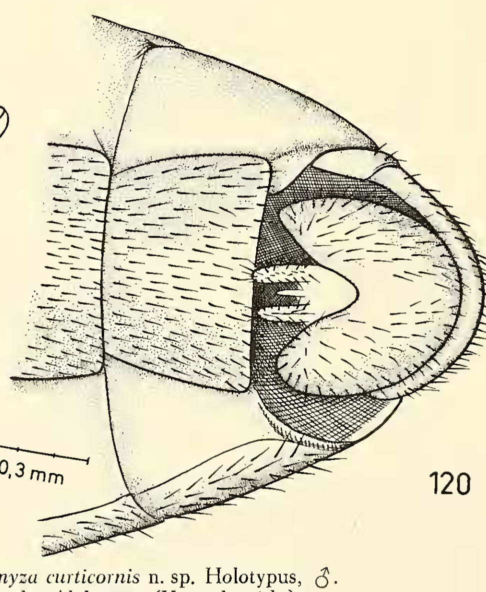
Abb. 116 und 117. *Palaeoheteromyza curticornis* n. sp. Holotypus, ♂. Thorax.
116: Seitenansicht; 117: Dorsalansicht.

Abb. 118.
Palaeoheteromyza curticornis n. sp. Holotypus, ♂. Flügel. Da keiner der beiden Flügel des Tieres in einer Ebene liegt, wurde die Zeichnung aus mehreren Ansichten kombiniert.





119



120

Abb. 119 und 120. *Palaeoheteromyza curticornis* n. sp. Holotypus, ♂.
119: Beine; 120: Endsegmente des Abdomens (Ventralansicht).

2. *Palaeoheteromyza curticornis* **nova spec.** (Abb. 112—120)

Holotypus: 1 ♂ Nr. α 479, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Wie bei der vorstehend beschriebenen Art sind kräftige divergierende pvt, vte, vti, oc und jederseits 2 ors vorhanden. Aber das 3. Fühlerglied ist viel kleiner und etwas höher als lang (Abb. 115). Die Palpen sind schmäler. Die Mundöffnung ist größer.

Thoraxrücken (Abb. 117) mit 1 h, 2 n, 1 prs, 1 sa, 2 pa, 2 dc (beide weit hinter der Quernaht; die vordere kurz), 1 prsc und 2 (Paar) sc. Eine Propleuralborste ist vorhanden. Meso- und Sternopleura behaart. Mesopleura ohne kräftige Borsten. Sternopleura am hinteren oberen Rande mit einer langen und kräftigen Sternopleuralborste. Pteropleura vollkommen nackt, weder mit Haaren noch mit kräftigen Borsten (Abb. 116). Flügel und Beine ohne Besonderheiten. Schienen mit deutlich ausgebildeten dorsalen Praeapikalborsten. Die Analader erreicht den Flügelrand.

Körperlänge etwa 6,8 mm.

Gruppe II

Die Gruppe entspricht den Tetanocerini sensu STEYSKAL und den Unterfamilien Renocerinae + Tetanocerinae + Sepedoninae bei VERBEKE (1950). Sie ist als monophyletische Gruppe gut begründet durch 2 abgeleitete Grundplanmerkmale:

1. Propleuralborste fehlt.
2. 6. und 7. Sternit des männlichen Postabdomens mit dem 8. Tergit (= 8. Sternit sensu CRAMPTON und VERBEKE) verschmolzen.

Im Postabdomen ist also vor dem Hypopygium (9. Segment) nur ein einheitliches „Protandrium" vorhanden (Abbildungen bei VERBEKE 1950, Fig. 2 und 3 im Vergleich zu den Sciomyzinae, Fig. 1, bei denen das 6. und 7. Sternit noch frei sind).

Bei der nachstehend aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Art *(Sepedonites baltica)* spricht das Fehlen der Propleuralborste für die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe. Das zweite Merkmal würde man auch dann nicht erkennen können, wenn ein Männchen vorläge.

VERBEKE (1950) stellt zwar seine 3 „Unterfamilien" Renocerinae, Tetanocerinae und Sepedoninae, die zusammengenommen der vorliegenden Gruppe entsprechen, unverbunden nebeneinander. Aus seinen morphologischen Angaben scheint aber hervorzugehen, daß die Renocerinae und die Sepedoninae näher miteinander verwandt sind. Wir hätten demnach in der „Gruppe II" (= Tetanocerini sensu STEYSKAL) 2 monophyletische Schwestergruppen (Gruppe II A und Gruppe II B) zu unterscheiden:

Gruppe II A (= Unterfamilie Tetanocerinae sensu VERBEKE)

Mit den folgenden abgeleiteten Grundplanmerkmalen:

1. 6. Sternit des männlichen Postabdomens modifiziert („Subgenitalplatte").

   «Le sixième sternite . . . est attaché à son tour par une étroite bande au septième sternite et est développé du reste vers la face ventrale de l'abdomen, formant ainsi une poche génitale. La forme et l'étendue de ce sixième sternite ou plaque subgénitale sont charactéristiques chez les différents genres de Tetanocerinae.» (VERBEKE 1950, p. 16.)

2. 4. Abdominalsternit des Männchens dem Funktionskomplex des Postabdomens angegliedert.

   «Le quatrième sternite, également peu transformé, est souvent muni d'une armature sous forme d'épines, de protubérances, etc., servant à la protection ou au maintien de l'appareil génital au repos ou pendant la copulation. Il participe donc à la formation du complexe génital chez le mâle et peut être considéré comme faisant partie du postabdomen chez les Tetanocerinae; les trois premiers segments (comptés) forment le préabdomen. Chez les trois autres sous-familles (das sind die Renocerinae, Sepedoninae und Sciomyzinae sensu VERBEKE) le quatrième sternite n'est pas transformé ni pourvu d'armature et est donc incorporé dans le préabdomen.» (VERBEKE 1950, p. 16.)

Leider sind die neuseeländischen Gattungen *Neolimnia* und *Eulimnia* (siehe HARRISON 1959) bisher nicht untersucht, so daß nicht entschieden werden kann, ob sie zu dieser oder der folgenden Gruppe (II B) gehören.

Aus dem Baltischen Bernstein ist die vorliegende Gruppe (II A) bisher nicht bekannt. Wenn aber die Zuordnung der nachstehend beschriebenen Art *Sepedonites baltica* zur Gruppe II B richtig ist, dann muß mit Sicherheit angenommen werden, daß auch Gruppe II A als deren Schwestergruppe zur Bernsteinzeit bereits als selbständige Gruppe existiert hat.

Gruppe II B (= Unterfamilien Renocerinae und Sepedoninae)

Als monophyletische Gruppe durch die folgenden, von VERBEKE (1950) angegebenen abgeleiteten Grundplanmerkmale begründet:

1. 5. Abdominalsternit des Männchens mehr oder weniger modifiziert.
2. 8. Tergit des männlichen Abdomens mit dem 9. (Epandrium) teilweise oder ganz verschmolzen.
3. Samenpumpe und Aedeagus verschmolzen.

   «Chez les Sepedoninae ... l'édéage et l'éjaculateur sont soudés et entourés d'un sac chitineux homogène et symétrique. Une structure pareille, mais fortement réduite, se présente chez les Renocerinae. La symétrie de l'édéage semble être en rapport avec celle de la segmentation abdominale. Chez les sous-familles précédentes (das sind die Tetanocerinae und Sciomyzinae sensu VERBEKE) l'édéage est asymétrique.» (VERBEKE, p. 23.)

Da alle Merkmale, die für die Monophylie der Gruppe II B sprechen, äußerlich nicht erkennbar sind, und da von *Sepedonites*, um deren Einordnung es sich hier handelt, nur 2 Weibchen bekannt sind, scheint es unmöglich, zu entscheiden, ob diese Bernsteinform wirklich zu der vorliegenden Gruppe II B gehört. Die erkennbaren Merkmale scheinen mir aber dafür zu sprechen, daß sie zu den Sepedoninae gehört. Innerhalb der Gruppe II B sind nämlich wahrscheinlich 2 Schwestergruppen, die Unterfamilien Renocerinae und Sepedoninae, zu unterscheiden.

Von den Renocerinae sind bisher nur relativ ursprüngliche Merkmale (ursprünglich: bezogen auf den Grundplan der Gruppe II B) bekannt. Sie können also noch nicht als gut begründete monophyletische Gruppen gelten. Das fällt aber kaum ins Gewicht, weil zu dieser Gruppe nur die Gattungen *Renocera* und *Hemitelopteryx* mit etwa 10 ausschließlich holarktischen Arten gehören.

Für die Monophylie der Unterfamilie Sepedoninae (sensu VERBEKE) sprechen die folgenden abgeleiteten (von VERBEKE angegebenen) Grundplanmerkmale:

1. Im männlichen Postabdomen sind das 8. und 9. Tergit (nach VERBEKE 8. „Sternit" und 9. Tergit) vollständig miteinander verschmolzen.

   Bei *Renocera* ist dagegen die Verschmelzung nur dorsal vollständig; an den Seiten sind die beiden Tergite noch durch eine Naht getrennt (Fig. 2 bei VERBEKE 1950).
2. Ozellarborsten (oc) reduziert.

   Nach VERBEKE (p. 20) «soies ocellaires fortement réduites à nulles». Offenbar gehört also das vollständige Fehlen der oc nicht zum Grundplan der Gruppe.
3. Nur 1 Paar Scutellarborsten (das apikale) vorhanden; die vorhandenen sc sind nach oben, nicht nach unten gerichtet.
4. Humeralborste reduziert.

   Nach VERBEKE (p. 21) ist aber eine schwache h bei *Sepedomyia* vorhanden.
5. Pleuren des Thorax und des Abdomens ohne Macrochaeten.
6. Stirnbildung und Lunula.

   ENDERLEIN nennt die Stirn „eingesattelt". Die Lunula ist nach VERBEKE «largement découverte et paraissant plus ou moins soudée à la marge antérieure du front».
7. 2. Fühlerglied verlängert, 3. Fühlerglied vor der Fühlerborste verschmälert.

Außer diesen, von VERBEKE (1950) angegebenen Merkmalen werden manchmal noch andere genannt. MALLOCH (1933) führt die verdickten Hinterschenkel an, die viel länger sind als die Hinterschienen und dicker als die anderen Schenkel, und die auf der Unterseite mit 2 Reihen kräftiger Dörnchen ausgestattet sind. Aber nach VERBEKE

sind bei *Sepedomyia* und auch bei der *ornatifrons*-Gruppe der Gattung *Sepedon* (Untergattung *Parasepedon*) die Hinterschenkel kaum verdickt.

Die büschelartige Behaarung des Metapleuralcallus — ebenfalls ein von MALLOCH (1933) genanntes und auch für die paläarktischen Arten gültiges Merkmal — fehlt nach VERBEKE bei *Sepedomyia* und bei den aethiopischen Arten der Gattung *Sepedon*.

Bei *Sepedonites baltica* aus dem Baltischen Bernstein sind nur die oben unter (2) bis (5) genannten Merkmale vorhanden. Das unter (1) genannte Merkmal ist schon deshalb, weil von *Sepedonites* nur Weibchen vorliegen, nicht feststellbar. Die Merkmale (6) und (7) sowie die anschließend zusätzlich genannten Merkmale sind bestimmt nicht vorhanden. Meiner Ansicht nach genügt aber das Vorhandensein der Merkmale (2) bis (5), um die Zugehörigkeit von *Sepedonites* zu den Sepedoninae wahrscheinlich zu machen. Da ihr aber einige, allen rezenten Arten zukommende Merkmale (6 und 7) sicher fehlen, kann *Sepedonites* wohl nur in die Stammgruppe der Sepedoninae gehören. Nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu irgendeiner rezenten Teilgruppe lassen sich nicht feststellen.

Ein für die Sepedoninae recht charakteristisches Merkmal, das Vorhandensein von nur 2 (apikalen) Scutellarborsten, die noch dazu steil nach oben gerichtet sind (Merkmal 3), kommt nach VERBEKE (1950, p. 20) auch bei einigen wenigen anderen Arten der Gruppe II vor: *Thecomyia* (wenige neotropische Arten), *Dichaetophora* (Paläarktis, Australien), *Tetanoptera leucodactyla* Verb. (Aethiopis), *Antichaeta bisetosa* Hendel und *Hemitelopteryx johnsoni* Cresson („Renocerinae": Nearktis). Diese Arten wurden früher teilweise zu den Sepedoninae gestellt, zu denen sie aber nach VERBEKE nicht gehören. Die Stellung einiger von ihnen ist wohl noch nicht hinreichend geklärt. Jedenfalls scheint keine von ihnen Verwandtschaftsbeziehungen zu *Sepedonites* zu haben.

Verlängerung des 2. und Verschmälerung des 3. Fühlergliedes (Merkmal 7) sind auch charakteristische Merkmale vieler Arten der Gruppe II A (Tetanocerinae sensu VERBEKE). Aber es gibt in dieser Gruppe auch Gattungen mit ursprünglichen Fühlern (z. B. *Dictya*). Andererseits haben auch die Renocerinae ursprünglich gebaute Fühler. Wenn die Renocerinae wirklich mit den Sepedoninae am nächsten verwandt sind, dann muß die Verlängerung des 2. Fühlergliedes (und die Verschmälerung des 3. Gliedes im Distalabschnitt) in beiden Gruppen also unabhängig erfolgt sein. Der ursprüngliche Bau der Fühler bei *Sepedonites* spricht also nicht gegen deren Zugehörigkeit zu den Sepedoninae.

Die Tatsache, daß die heute in der Paläarktis, also auch im ehemaligen Verbreitungsgebiet von *Sepedonites*, vorkommenden Vertreter der Sepedoninae zu den stärker abgeleiteten Vertretern der Gruppe gehören, während die ursprünglichsten rezenten Arten aus der aethiopischen Region bekannt sind, deutet auf kompliziertere Faunenverschiebungen seit der Bernsteinzeit (siehe dazu auch unter *Salticella*, S. 91 und S. 11) hin.

Einige Merkmale von *Sepedonites* schließen die Möglichkeit, daß diese Bernsteinform in die direkte Ahnenreihe der rezenten Sepedoninae gehört, wohl sicher aus: die sehr schwache Ausbildung der Frontorbitalborsten (ors), das Fehlen der Supraalar- (sa) und Praesuturalborste (prs), die Spezialisierung des weiblichen Legrohres (?), die verbreiterten und herzförmig ausgeschnittenen Tarsenglieder aller Beinpaare. *Sepedonites baltica* dürfte also ausgestorben sein ohne Nachkommen zu hinterlassen.

Nimmt man die Zugehörigkeit von *Sepedonites* zu den Sepedoninae aus den oben angegebenen Gründen als wahrscheinlich an, dann müssen zur Bernsteinzeit Renocerinae und Sepedoninae bereits als selbständige Gruppen existiert haben. Beide sind daher nach den in der vorliegenden Arbeit angewandten Grundsätzen (siehe S. 62) als Unterfamilien zu bezeichnen.

Zusammen mit den anderen im Baltischen Bernstein nachgewiesenen Sciomyzidae stützt *Sepedonites* die Annahme, daß bei den Sciomyzidae, im Gegensatz zu anderen, selbst artenreicheren, Acalyptraten-Familien eine verhältnismäßig große Zahl relativ

alter Teilgruppen (die hier alle als Unterfamilien bezeichnet wurden) zu unterscheiden sind. Es entspricht der allgemeinen Erfahrung (siehe S. 23), daß von diesen alten Teilgruppen im Bernstein diejenigen (wenn auch nicht alle) erhalten sind, die auch heute noch auf den Nordkontinenten vorkommen, nicht dagegen diejenigen, die heute auf Neuseeland und Australien beschränkt sind (Huttonininae, Helosciomyzinae). Ebenso entspricht es der allgemeinen Erfahrung (S. 23), daß die heute arten- und formenreichsten Teilgruppen (das sind bei den Sciomyzidae die in der Unterfamiliengruppe Sciomyzinae sensu lat. zusammengefaßten) im Bernstein nur spärlich und mit relativ ursprünglichen Formen *(Palaeoheteromyza, Sepedonites)* vorkommen.

Die Sepedoninae sind heute mit 80—100 Arten in fast allen tiergeographischen Regionen verbreitet. Ihr Fehlen in Australien und Neuseeland spricht aber dafür, daß sie als selbständige Gruppe nicht allzu lange vor der Bernsteinzeit entstanden sein dürfte.

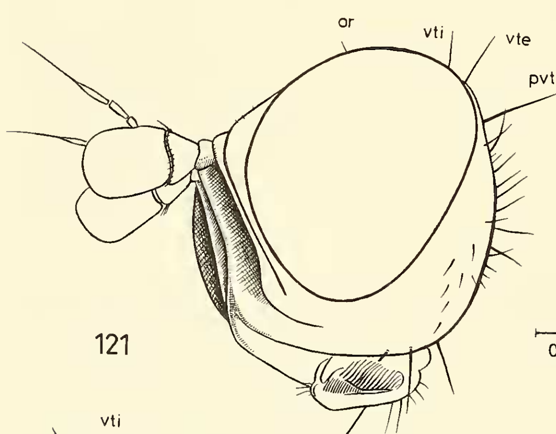
Sepedonites baltica **novum genus, nova spec.** (Abb. 6, 121—125)

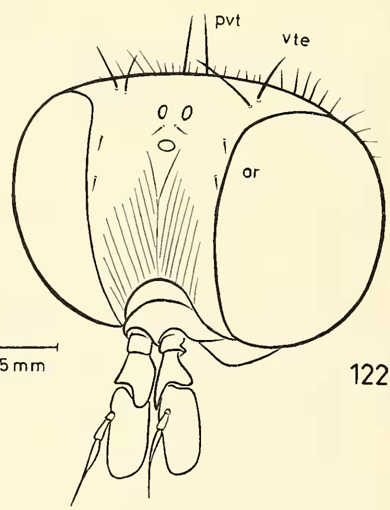
Holotypus: 1 ♀ Nr. SB 332, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Paratypus: 1 ♀ (?) Nr. 19 116, Paläontologische Abteilung des Natur-Museums Senckenberg, Frankfurt am Main.

In seiner Beschreibung von „*Calobata tertiaria*" (siehe S. 43) führt Meunier auch ein Exemplar Nr. 332 an. Es ist nicht ganz klar, ob mit dieser Angabe der Holotypus der vorliegenden Art gemeint sein kann. Das Geschlecht des Exemplares aus Frankfurt ist nicht mit völliger Sicherheit zu erkennen, da das Ende des Abdomens durch weißliche Trübungen verhüllt ist.

Kopf (Abb. 121—123) nicht höher als lang. Augen groß. Backen verhältnismäßig schmal. Fühlergruben flach; der sie trennende Mittelkiel am Vorderrande konkav, so daß der Mundrand im Profil etwas vor der Mitte des Gesichtes liegt. Stirn nahezu eben,





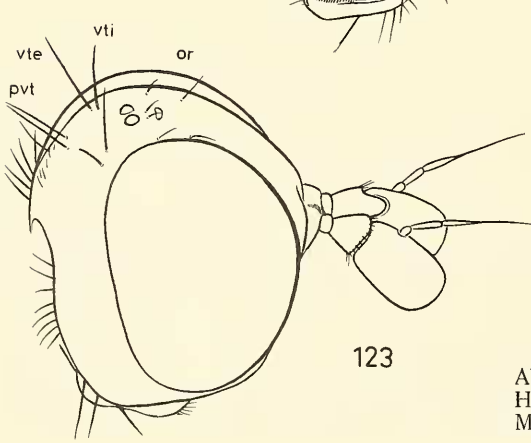


Abb. 121—123. *Sepedonites baltica* n. sp. Holotypus, ♀. Kopf in verschiedenen Ansichten. Maßstab in allen Abbildungen identisch.

ohne Mittelleiste. Lunula frei. Die pvt stehen verhältnismäßig dicht nebeneinander. Sie konvergieren ein wenig. Das ist aber wahrscheinlich Zufall. Sie dürfen nicht als konvergierende pvt angesehen werden, wie sie z. B. bei den Lauxaniidae und Heleomyzidae vorhanden sind, sondern entsprechen den für die Sciomyzidae charakteristischen divergierenden pvt. Vte und vti nicht besonders kräftig. Die Ozellarborsten (oc) sind sehr kurz und schwach, aber deutlich erkennbar. Die beiden ors sind ebenfalls kurz und schwach. Von Vibrissen ist keine Spur erkennbar. Fühler vorgestreckt. Das 2. Glied ist weder verdickt noch verlängert, das 3. Glied nahezu rechteckig, mit abgerundetem Vorderrande. An der Fühlerborste sind das 1. und 2. Glied kräftig entwickelt. Das 3. Glied ist im Basaldrittel spindelförmig verdickt. Der dünne Distalabschnitt ist praktisch nackt. Feine Härchen sind nur bei starker Vergrößerung erkennbar.

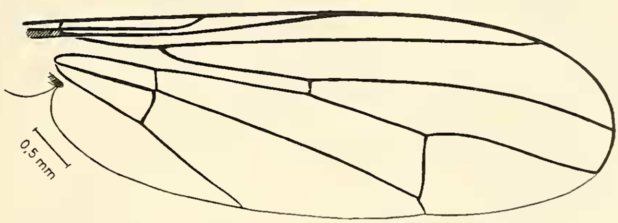


Abb. 124. *Sepedonites baltica* n. sp. Holotypus, ♀. Flügel.

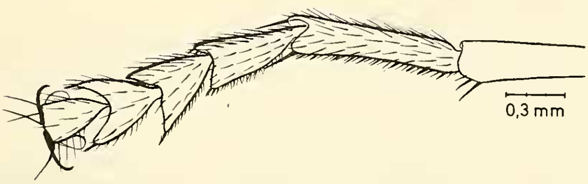


Abb. 125. *Sepedonites baltica* n. sp. Holotypus, ♀. Vordertarsus.

Thorax (Abb. 6) etwa so hoch wie lang. Propleuralborsten fehlen. Erkennbar ist nur eine nicht sehr kräftige Humeralborste (h), vor der noch mehrere andere Borsten stehen, 2 n und 2 pa. Auf keiner der beiden Körperseiten ist eine prs oder sa erkennbar. Es sind aber 2 Paar dc vorhanden, von denen das vordere Paar kürzer ist als das hintere, und 1 Paar prsc, die nach außen gebogen sind. Fast das ganz Mesonotum ist von einer dünnen Luftschicht überzogen, aus der, abgesehen von den Makrochaeten, zwischen den vorderen und hinteren dc und in der Mitte, zwischen den Reihen der dc einige schwach verlängerte Börstchen herausragen.

Schildchen verhältnismäßig kurz und gewölbt, mit nur 2 nach oben gerichteten apikalen Skutellarborsten. Pleuren ganz ohne Borsten. Weder auf der Meso- noch auf der Ptero-, Hypo- oder Sternopleura sind kürzere oder längere Borsten vorhanden. Auch der Metapleuralcallus ist nicht beborstet.

Flügel (Abb. 124) ohne Costabruchstellen. Die sc ist durchgehend kräftig entwickelt und mündet weit entfernt von r_1. Die Analzelle ist ziemlich lang, am Ende fast gerade abgeschlossen. Analader bis zum Flügelrande deutlich.

Auf der Unterseite der f_1 sind in der Endhälfte 2—3 Paar kräftige Dörnchen vorhanden. Auch auf der Unterseite der f_2 und der (nicht verdickten) f_3 sind je 2 Reihen von Dörnchen vorhanden. Alle Schienen sind lang, nicht kürzer als die Schenkel, in der Distalhälfte dicker als in der Proximalhälfte, vor dem Ende leicht nach oben gebogen. Die dorsalen Praeapikalborsten sind nur sehr schwach entwickelt bzw. überhaupt nicht deutlich. Die Tarsenglieder 2—4 aller Beinpaare sind verbreitert und am Ende herzförmig ausgeschnitten (Abb. 125). Auch die Distalenden des 1. und des 5. Tarsengliedes sind leicht verbreitert.

Sehr eigenartig ist das Ende des weiblichen Legrohres (Abb. 6). Soweit erkennbar, gleicht es am meisten dem der Sepsidae, insbesondere dem der Gattung *Orygma* (vgl. Fig. 139 bei HENNIG 1958). Die Übereinstimmung, die freilich durch genauere morphologische Untersuchung nicht erhärtet werden kann, beruht wahrscheinlich auf Konvergenz. Ein ähnliches Legrohr ist von rezenten Sciomyzidae nicht bekannt geworden (Abbildungen des Legrohres rezenter *Sepedon*-Arten siehe Fig. 23 bei VERBEKE 1950).

Körperlänge: etwa 8,5 mm.

Familie **Lauxaniidae** (Lauxanioidea)

In seiner Übersicht über die fossilen Insekten gibt HANDLIRSCH (1921, p. 268) bei den Lauxaniidae (von ihm „Sapromyzinae" genannt) an: „1 Art der Gattung *Sapromyza* Fall. aus dem Bernsteine." Diese Angabe bezieht sich offenbar auf LOEW (1850, p. 43), der „*Sapromyza*" unter den Gattungen nennt, die er im Bernstein „mit Sicherheit erkannt zu haben" glaubt, und der (1861) den Nachweis der Lauxaniidae („Sapromyzidae") im Bernstein als „ziemlich gesichert" bezeichnet. Der Gattungsbestimmung „*Sapromyza*" ist keinerlei Bedeutung beizumessen. Da Bernsteineinschlüsse, die LOEW der Gattung *Sapromyza* zugeteilt hat, nicht erhalten zu sein scheinen, läßt sich nicht entscheiden, ob er Exemplare aus einer der beiden nachstehend beschriebenen Gattungen vor sich gehabt hat.

An der Zugehörigkeit der beiden nachstehend beschriebenen Arten zu den Lauxaniidae besteht kein Zweifel: Bei beiden fehlen Costabruchstellen, sind die Mündungen von sc und r_1 ziemlich weit voneinander entfernt, ist die Analader stark verkürzt, die Analzelle etwas bauchig begrenzt, fehlen Vibrissen, sind konvergierende oder gekreuzte pvt und dorsale Praeapikalborsten auf allen Schienen vorhanden. Diese Kombination von Merkmalen kommt nur bei den Lauxaniidae vor.

Leider stößt die Feststellung etwaiger engerer Verwandtschaftsbeziehungen der fossilen Arten zu rezenten Teilgruppen der Lauxaniidae auf vorerst unüberwindliche Schwierigkeiten; denn die Lauxaniidae sind eine sehr artenreiche, andererseits aber auch eine der am schlechtesten durchgearbeiteten Familien der Acalyptratae. Es ist niemals der Versuch gemacht worden, die zahlreichen Gattungen zu größeren monophyletischen Gruppen (Unterfamilien, Tribus oder dgl.) zusammenzufassen. Seit dem Erscheinen der inzwischen sehr veralteten Monographie von HENDEL (1908) hat dieser Autor (1925) nur eine Bestimmungstabelle für die Gattungen gegeben. Die für die Unterscheidung rezenter Gattungen brauchbaren diagnostischen Merkmale lassen sich aber nicht ohne weiteres für die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen von Fossilien verwenden.

Im Hinblick auf die Tatsache, daß viele artenarme Familien und manche von ihnen sogar mit 2 oder 3 Teilgruppen im Bernstein nachgewiesen sind, sollte man erwarten, daß die im Bernstein gefundenen Vertreter einer so artenreichen Familie, wie es die Lauxaniidae sind, deutliche Beziehungen zu bestimmten rezenten Gattungsgruppen haben. Es ist daher etwas verwunderlich, daß dies offenbar nicht oder jedenfalls nicht nachweislich der Fall ist.

Beide vorliegenden Arten weichen in einigen Merkmalen von allen rezenten Vertretern der Familie ab. *Chamaelauxania* besitzt im Gegensatz zu anscheinend allen rezenten Lauxaniidae keine Mesopleuralborste. In allen erkennbaren sonstigen Merkmalen stimmt sie wohl am meisten mit der rezenten Gattung *Sapromyza* überein. Das will aber wenig besagen, weil diese „Gattung" wohl die ursprünglichsten Merkmale aller bekannten rezenten Lauxaniidae besitzt. Die Übereinstimmung beruht also auf Symplesiomorphie. Selbst wenn man annehmen wollte, daß die Mesopleuralborste bei *Chamaelauxania* sekundär verlorengegangen ist, so daß ihr Fehlen bei der Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen (als Autapomorphie von *Chamaelauxania*) außer Betracht bleiben müßte, würde das wenig nützen. Vielleicht ist es auch nicht bedeutungslos, daß bei *Chamaelauxania* das 2. Glied der Fühlerborste verhältnismäßig lang ist. Bei den rezenten Lauxaniidae scheint es dagegen, wie bei *Hemilauxania*, stets kurz zu sein. Auf jeden Fall ist es unmöglich, nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Chamaelauxania* und bestimmten Teilgruppen der rezenten Lauxaniidae festzustellen.

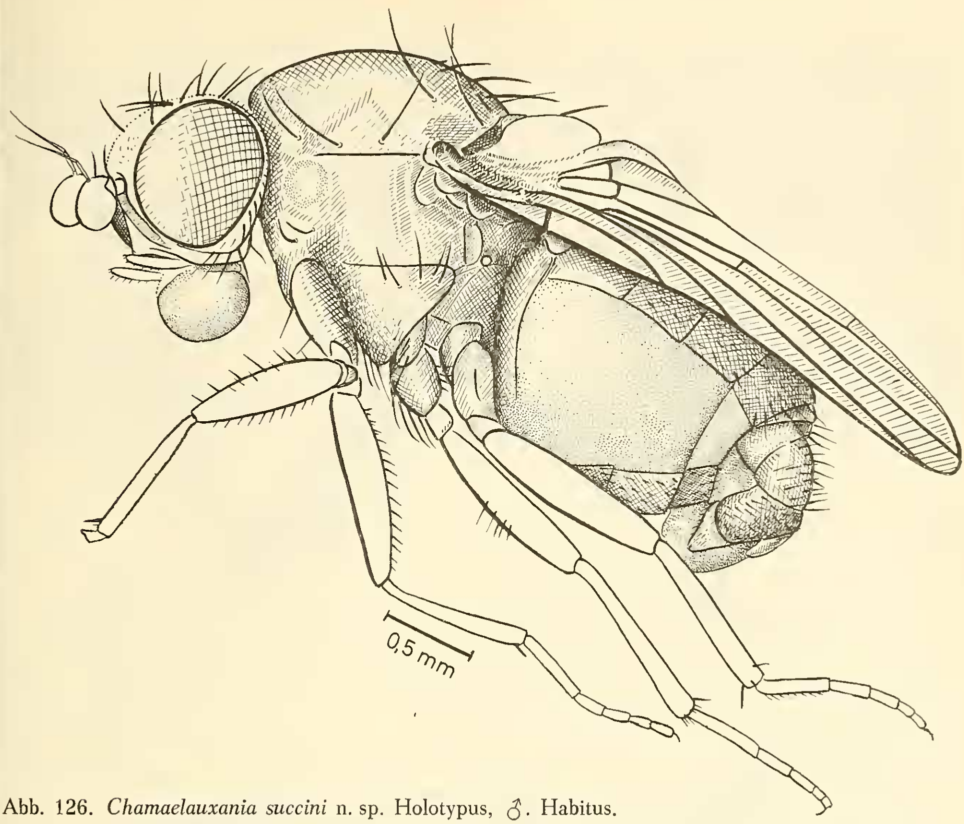


Abb. 126. *Chamaelauxania succini* n. sp. Holotypus, ♂. Habitus.

Hemilauxania weicht durch die Ausbildung der Frontorbitalborsten von allen rezenten Lauxaniidae ab. Es sind nicht weniger als 4 Frontorbitalborsten (jederseits) vorhanden, und die beiden vorderen sind nach innen geneigt. Bei allen rezenten Lauxaniidae sind dagegen nur 2 ors vorhanden, von denen die vordere nach innen geneigt sein kann. Es ist aber wohl nicht erlaubt, nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Hemilauxania* und den rezenten Gattungen mit nach innen geneigter Frontorbitalborste anzunehmen. Auch auf dem Thorax scheint sich *Hemilauxania* durch eine überreiche Beborstung auszuzeichnen: Außer den überall vorhandenen Borsten sind mehr als 1 Mesopleuralborste, 1 pra und 1 ia vorhanden. Eine pra ist meines Wissens bei keiner anderen Art der Familie vorhanden; eine ia kommt bei mehreren rezenten Gattungen vor. Trotzdem verbietet wohl die verschiedene Kombination der sonstigen Merkmale die Annahme näherer Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Hemilauxania* und diesen rezenten Gattungen.

Man kann demnach sowohl *Chamaelauxania* wie *Hemilauxania* (vorläufig ?) nur in die Stammgruppe der Lauxaniidae einordnen. Das ist zugleich die unverbindlichste Maßnahme, die keinerlei weitere Folgerungen über die Entwicklung der Familie in der Zeit vor oder nach der Bernsteinzeit zuläßt. Mit dieser Annahme könnte es in Einklang stehen, daß die Analzelle bei *Chamaelauxania* und bei *Hemilauxania* weniger bauchig begrenzt ist als bei den meisten rezenten Lauxaniidae. Aber auch bei diesen scheinen Unterschiede vorhanden zu sein. Vor allem aber scheinen sich bei den nahe verwandten Chamaemyiidae gerade die abgeleiteten Gattungen (*Leucopis* und Verwandte) durch eine gerade cu_{1b} (Abschlußquerader der Analzelle) von den ursprünglicheren (*Cremifania*, *Parochthiphila*) zu unterscheiden, bei denen die cu_{1b} stärker gewölbt ist. Das Merkmal hat also wohl doch keine größere Bedeutung.

Die Tatsache, daß im Bernstein 2 so verhältnismäßig stark verschiedene Vertreter der Lauxaniidae vorkommen, kann in einem freilich leider nur sehr unbestimmten Sinne als eine gewisse Bestätigung der oben ausgesprochenen Vermutung angesehen werden, daß die Lauxaniidae zur Bernsteinzeit bereits in mehrere Teilgruppen aufgespalten waren. Vorfahren mehrerer rezenter Teilgruppen mögen, wenn nicht im Bernsteinwalde, so doch in anderen Landgebieten der Bernsteinzeit gelebt haben. Auch nur ganz vage Vermutungen darüber auszusprechen, ist jedoch unmöglich, weil die Durcharbeitung der rezenten Formen völlig unzureichend ist.

Gattung *Chamaelauxania* **novum genus**

Kopf (Abb. 127—130) rundlich. Augen vertikal elliptisch. Wangen und Backen schmal, Untergesicht (Praefrons) flach, ohne deutliche Fühlergruben. Clypeus deutlich. Der Ozellenhöcker liegt deutlich etwas vor der Scheitelkante, die wenig ausgeprägt ist. Die verhältnismäßig kurzen pvt sind deutlich konvergent. Vte und vti stehen auffällig dicht nebeneinander. Oc sehr lang und kräftig. Beim Holotypus sind rechts 3, links nur

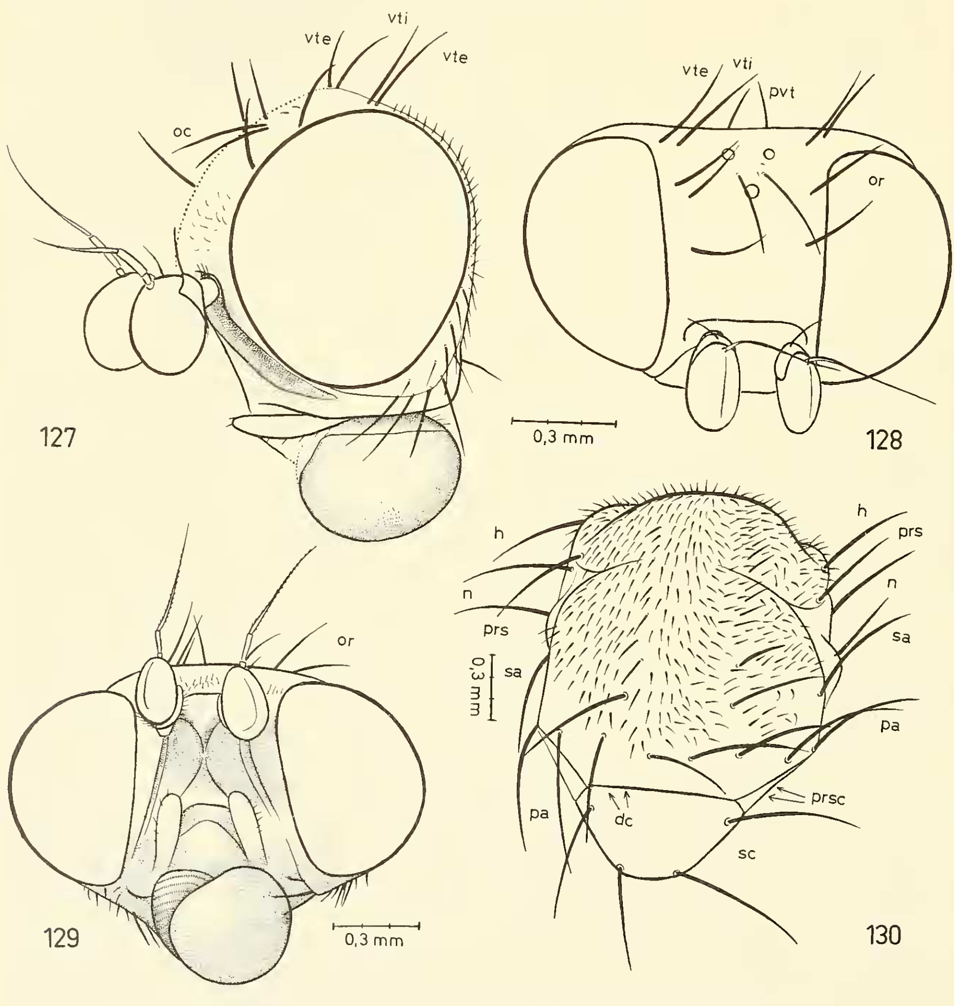
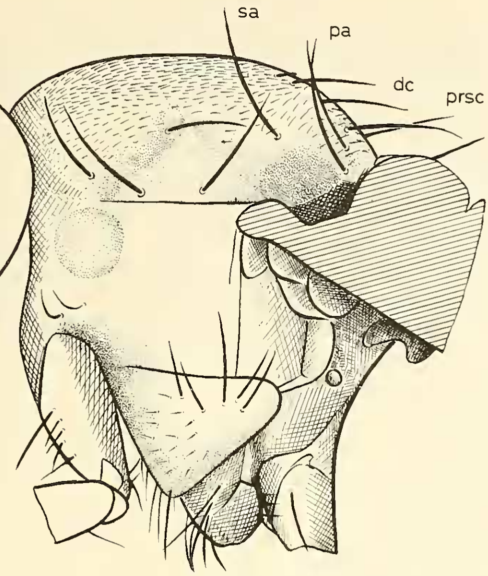
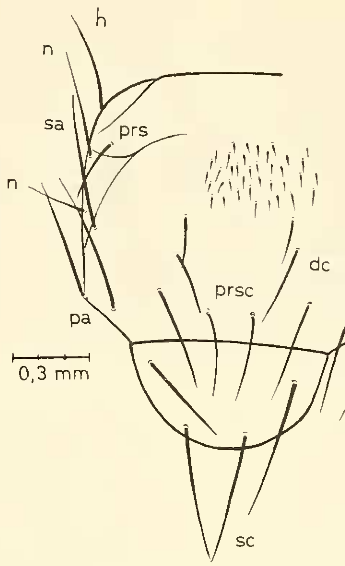


Abb. 127—130. *Chamaelauxania succini* n. sp. Kopf in verschiedenen Ansichten. 127—129: Holotypus, ♂. 130: Paratypus, ♂. Bernsteinsammlung Königsberg.

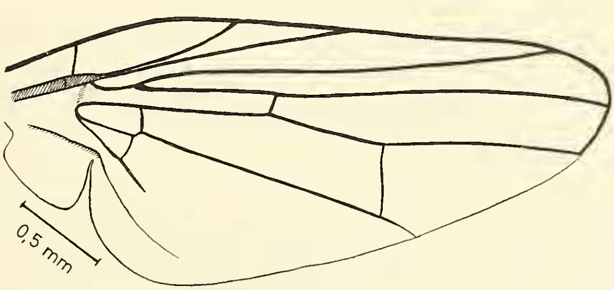


131

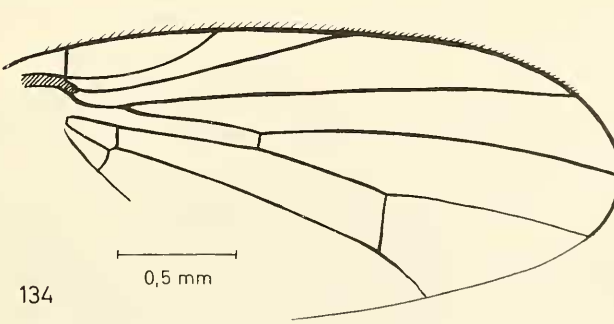


132

Abb. 131 und 132. *Chamaelauxania succini* n. sp. Holotypus, ♂. Thorax.
131: Seitenansicht; 132: Dorsalansicht.



133



134

Abb. 133 und 134. *Chamaelauxania succini* n. sp. Flügel. 133: Holotypus; 134: Paratypus, ♀. Geolog.-paläontolog. Institut Tübingen. Der Flügel des Holotypus ist am Vorderrande, zwischen den Mündungen r_1 und r_{2+3}, der Flügel des Paratypus an der Wurzel, besonders am Hinterrande, stark nach unten gebogen.

2 ors vorhanden. Sicherlich handelt es sich dabei um eine Anomalie, denn bei beiden Paratypen sind auf beiden Körperseiten nur 2 ors vorhanden. 3. Fühlerglied oval, etwas länger als breit. Das 2. Glied der Fühlerborste ist ziemlich lang, das 3. Glied nur sehr kurz pubeszent. Palpen leicht keulenförmig. Vibrissen fehlen; am hinteren Unterrande der Backen stehen aber einige lange, kräftige Borsten.

Thorax (Abb. 131, 132) mit 1 h, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 3 dc (die hinterste wesentlich länger als die beiden vorderen), 1 prsc, 2 (Paar) sc, 1 Propleuralborste (pp). Beim Holotypus steht hinter der pp noch eine 2., fast ebenso kräftige Borste. Sie ist bei den Paratypen nicht zu erkennen, hier vielleicht aber nur abgebrochen (Paratypus aus Tübingen) oder durch weißliche Trübungen (Paratypus aus Königsberg) verschleiert. Mesopleura ohne Behaarung und ohne Borsten. Sternopleura behaart und am Oberrande mit 5 kräftigen Borsten. Scutellum flach gerundet, breiter als lang, nackt.

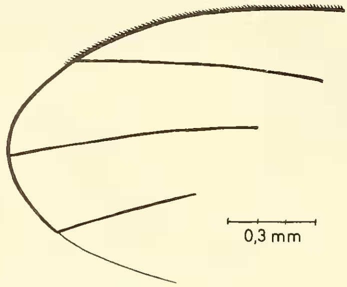


Abb. 135. *Chamaelauxania succini* n. sp.
Holotypus, ♂. Flügelspitze.

Flügel (Abb. 133—135) ohne Costabruchstellen. Sc bis zum Flügelrande deutlich entwickelt und frei von r_1. Die Mündungen der beiden Adern sind weit voneinander entfernt. Die dicht gestellten Costaldörnchen reichen kaum über die Mündung von r_{2+3} hinaus. Die Analader (cu_{1b} + 1 a) bricht kurz hinter der nur flach bauchig begrenzten Analzelle ab. Alle Flügeladern sind nackt.

Beim Männchen sind am Hypopygium freie Paralobi deutlich zu erkennen (Abb. 137).

Beim Weibchen ist das 5. Abdominalsegment das letzte voll entwickelte; 6. und 7. Segment klein und wenig vorstehend. Leider ist nicht zu erkennen, ob auf dem 7. Segment Tergit und Sternit voneinander getrennt sind.

Alle Schienen mit deutlichen dorsalen Praeapikalborsten.

Species typica: die folgende Art.

Chamaelauxania succini **nova spec.** (Abb. 126—137)

Holotypus: 1 ♂ $\frac{\text{Nr. 8533}}{\text{VI No. 5473}}$ Bernsteinsammlung der Universität Königsberg (bezeichnet als „*Helomyza* Meunier").

Paratypus: 1 ♂ ohne Nummer, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Paratypus: 1 ♀ Nr. Ar 1299/4, Geolog.-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen.

Der männliche Paratypus (Königsberg, ohne Nummer) unterscheidet sich von den beiden anderen Exemplaren dadurch, daß in der Reihe der dc, vor den eigentlichen dc, die Börstchen bis vor die Quernaht deutlich verlängert sind. Das ist besonders auf der rechten Körperseite deutlich, da hier alle Borsten und Börstchen aufgerichtet sind. Beim ♀ (Paratypus, Tübingen) sind die pvt durch eine breite Luftspalte verdeckt. Außerdem ist die Basalregion beider Flügel so gefaltet, daß der Verlauf der Analader nicht erkennbar ist. Schon die Übereinstimmung in der eigenartigen Beborstung der Sterno-

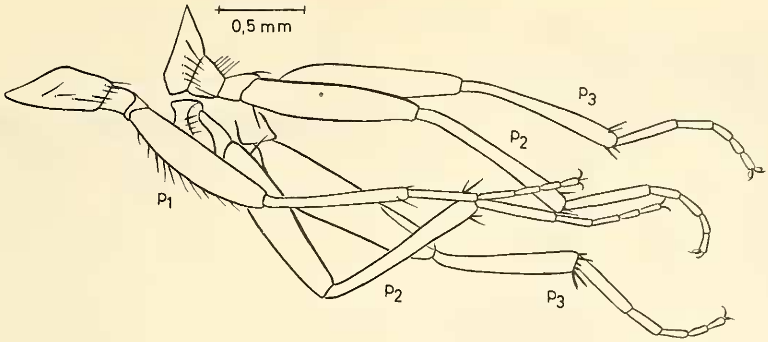


Abb. 136. *Chamaelauxania succini* n. sp. Holotypus, ♂. Beine.

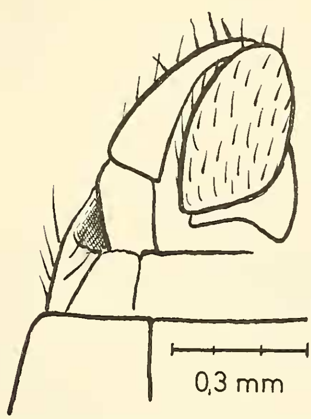


Abb. 137. *Chamaelauxania succini* n. sp.
Holotypus, ♂. Endsegmente des Abdomens.

pleura spricht aber (neben allen sonstigen erkennbaren Übereinstimmungen) dafür, daß alle 3 Exemplare zur gleichen Art gehören. Fühler und Palpen rotbraun. Sie sind im Leben sicher nicht schwarz gewesen. Auch die Farbe des übrigen Körpers ist, namentlich bei den beiden Männchen rotbaun, kann also im Leben sicher nicht schwarz oder metallisch gewesen sein.

Körperlänge: etwa 4 mm.

Gattung *Hemilauxania* novum genus

Kopf (Abb. 138—140) rundlich bis rechteckig. Augen vertikal elliptisch. Backen und Wangen verhältnismäßig schmal. Es sind ziemlich lange und kräftige, an den Spitzen gekreuzte pvt, außerdem vte, vti, oc und (jederseits) 4 ors vorhanden. Beim Holotypus sind die 3 oberen ors nach oben, die 4. (vorderste) ist nach innen gebogen. Beim Paratypus ist auch die 3. ors (von oben her gezählt) etwas schräg nach innen gerichtet. Diese Abweichung ist aber wohl erst nach der Einbettung im Bernstein zustande gekommen. Der Ozellenhöcker steht weit oben auf der Stirn: die beiden oberen Ozellen an der etwas gerundeten Scheitelkante. Die pvt stehen etwas hinter dieser. Obere Hälfte des Hinterkopfes flach. Untergesicht (Praefrons) flach. Clypeus gewölbt und kräftig entwickelt. Palpen ziemlich breit. Vibrissen fehlen. 3. Fühlerglied oval, aber nur wenig länger als breit. Das 2. Glied der Fühlerborste ist nicht verlängert, das 3. Glied kurz pubeszent.

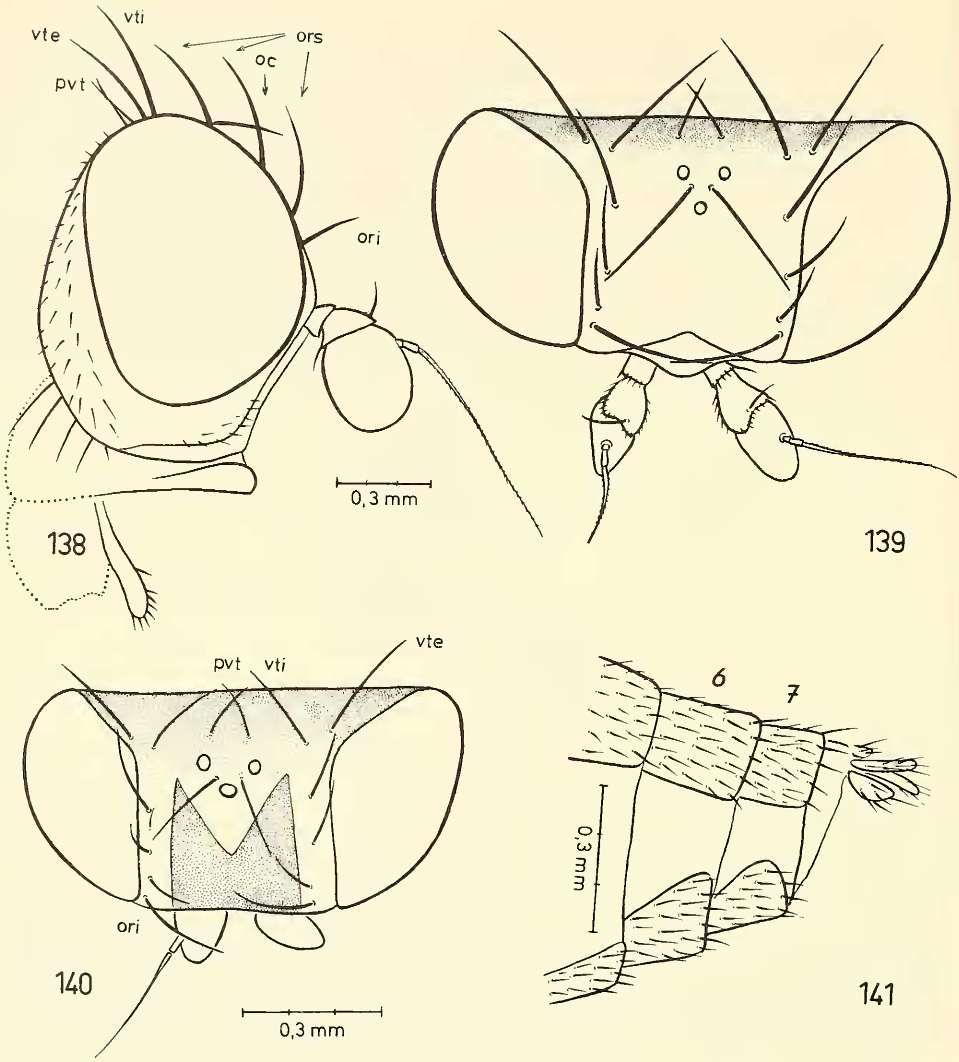
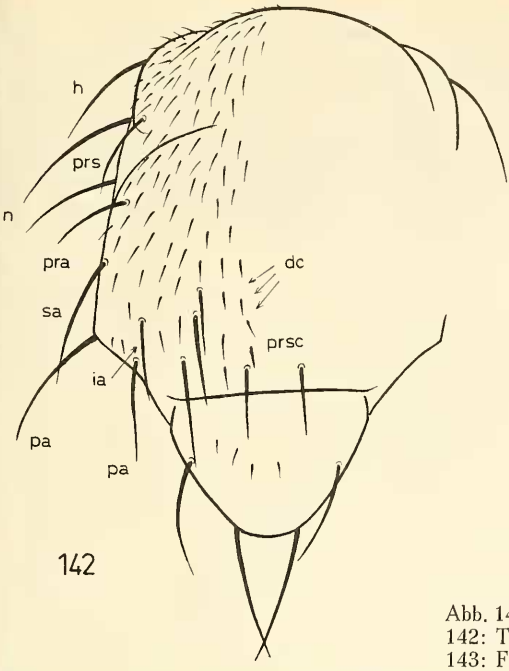
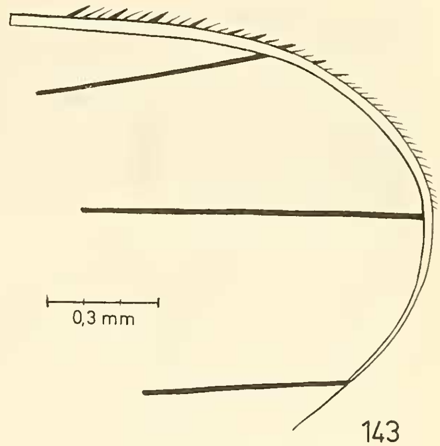


Abb. 138—141. *Hemilauxania incurviseta* n. sp. 138: Kopfprofil des Holotypus, ♀; 139: Stirn des Holotypus, ♀; 140: Stirn des Paratypus, ♀; 141: Endsegmente des Abdomens des Paratypus, ♀.

Thorax (Abb. 142, 144) mit 1 h, 1 prs, 2 n, 1 pra, 1 sa, 2 pa, 1 ia, 1 prsc, 3 dc, 2 (Paar) sc. Schildchen auf der Oberseite und am Rande außer den Makrochaeten mit einigen feinen Börstchen. Eine nicht sehr kräftige Propleuralborste ist vorhanden. Meso- und Sternopleura behaart. Mesopleura am Hinterrande mit 4 langen und zum Teil kräftigen Borsten. Beim Holotypus ist die 2. Mesopleuralborste (von oben her gezählt) viel länger und kräftiger als die anderen, deren Zahl aber bei beiden Exemplaren übereinstimmt. Sternopleura am Oberrande mit 3 kräftigen Borsten. Flügel (Abb. 143, 145) ohne Costabruchstellen. Die sc ist bis zum Flügelrande deutlich und von r_1 getrennt. Die Mündungen der beiden Adern liegen ziemlich weit voneinander entfernt. Alle Flügeladern nackt. Die kurzen, nicht sehr dicht gestellten Costaldörnchen, zwischen denen feinere Haare stehen, reichen nicht weit über die Mündung von r_{2+3} hinaus. Analader (cu_{1b} + 1 a) kurz hinter der leicht bauchig begrenzten Analzelle abgebrochen.

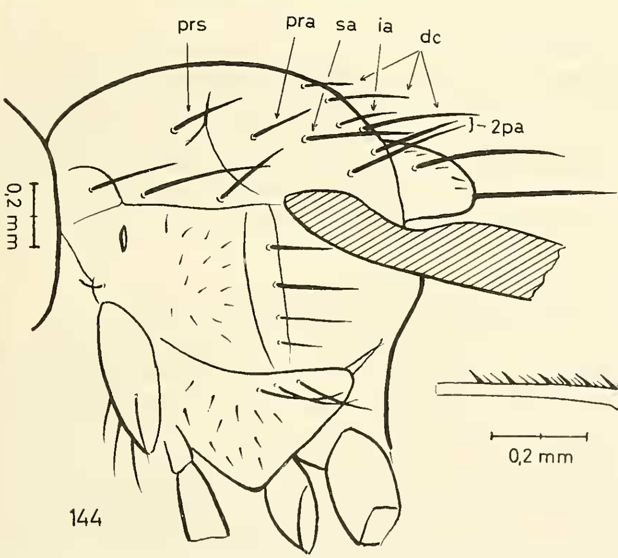


142

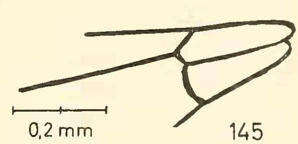


143

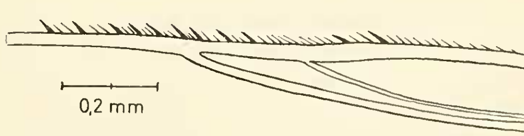
Abb. 142 und 143. *Hemilauxania incurviseta* n. sp. ♀.
142: Thorax (Dorsalansicht) des Holotypus;
143: Flügelspitze des Paratypus.
Der Maßstab ist in beiden Abbildungen identisch. In Abb. 142 sind die Pfeile bei dc nicht bis an die betreffenden Makrochaeten herangeführt.



144



145



146

Abb. 144—146. *Hemilauxania incurviseta* n. sp. Holotypus, ♀. 144: Thorax (Seitenansicht); 145: Vordere Basalzelle und Analzelle; 146: Vorderrand des Flügels mit den Endabschnitten von sc und r_1.

Alle Schienen mit einer deutlichen dorsalen Praeapikalborste. Die Beborstung der Beine (Abb. 147) ist ziemlich grob. Auf der Vorderseite der t_3 sind einige Borsten deutlich länger und kräftiger als die übrigen. Im 7. Abdominalsegment (♀) scheinen Tergit und Sternit keinen geschlossenen Ring zu bilden (Abb. 141; vgl. auch Fig. 160 bei HENNIG 1958).

Species typica: die folgende Art.

Hemilauxania incurviseta **nova spec.** (Abb. 138—147)

Holotypus: 1 ♀ Nr. 3936, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Paratypus: 1 ♀ ohne Nummer, in derselben Sammlung.

Die Unterschiede der beiden Exemplare sind in der Gattungsbeschreibung angegeben. Es besteht aber wohl kein Zweifel darüber, daß sie zur gleichen Art gehören. Der Paratypus ist ziemlich schlecht erhalten: der Thorax ist auf der rechten Oberseite beschädigt und enthält, ebenso wie das Abdomen, eine Luftblase. Das Exemplar ist als

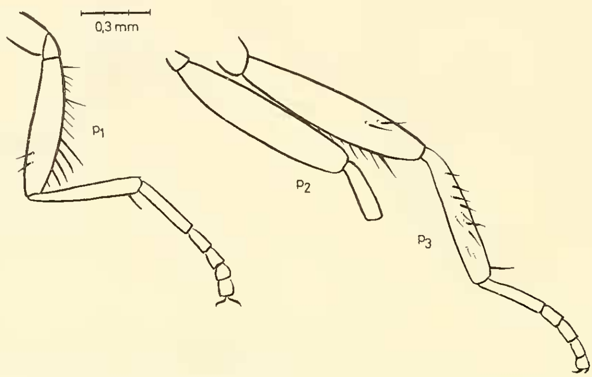


Abb. 147. *Hemilauxania incurviseta* n. sp. Holotypus, ♀. Beine. Die beiden Anterodorsaldornen des Vorderschenkels sind nach dem Paratypus (Nr. 3936) eingezeichnet.

„Acalyptr. od. *Anthomyia*??" bezeichnet. Der Gedanke an *Anthomyia* ist wahrscheinlich durch die nach innen gebogenen vorderen ors hervorgerufen worden. Die Möglichkeit einer Zugehörigkeit der Art zu den Calyptratae wird aber durch die konvergierenden pvt, das Fehlen der Vibrissen, den Bau der Fühler, das Fehlen der Costabruchstellen, die Form der Analzelle, die Kürze der Analader, die Zahl und Anordnung der Sternopleuralborsten und auch durch den Bau des Legrohres vollständig ausgeschlossen. Die Färbung des ganzen Körpers ist sehr dunkel, schwärzlich.

Körperlänge: 3,5 (Paratypus) bis 5 mm (Holotypus).

Familie **Chamaemyiidae** (Lauxanioidea)

Die Chamaemyiidae sind zweifellos eine monophyletische Gruppe. Allerdings können die von mir (1958) angegebenen 4 abgeleiteten Merkmale nicht zur Begründung dieser Annahme angeführt werden: Nach den Untersuchungen von Delucchi & Pschorn-Walcher (1954) und McAlpine (1963) sind bei *Cremifania* noch 3 (nicht 4) Spermatheken und außerdem frei bewegliche Surstyli (Paralobi) am männlichen Hypopygium vorhanden. 4 Spermatheken und der Verlust frei beweglicher Surstyli sind also Merkmale, die nicht zum Grundplan der Chamaemyiidae gehören. Auch die r_1 steht bei *Cremifania* vor der Mündung von sc nicht mit dieser in Verbindung. Beide Adern sind hier vielmehr voneinander getrennt. Immerhin kann der Verlauf der r_1 doch als charakteristisches abgeleitetes Merkmal der Chamaemyiidae angesehen werden: Diese Ader macht, auch bei *Cremifania*, gegenüber der Mündung von sc eine deutliche Biegung nach vorn, so daß sie sich hier der sc nähert, um dann wieder etwas nach hinten auszuweichen.

Schwieriger zu beurteilen sind die pvt. Sie fehlen bei den meisten Arten. Wo sie erhalten sind, sind sie konvergent. Für *Cremifania* gibt allerdings McAlpine an: "Postocellar bristles very week or absent, if present apparently divergent." Da die Divergenz der pvt bei den Acalyptraten offenbar ein ursprüngliches Merkmal ist, scheint es also, als sei dieses Merkmal bei *Cremifania* noch erhalten und die Konvergenz erst bei den

übrigen Gattungen (Unterfamilie Chamaemyiinae sensu McAlpine) entstanden. Es ist aber eine Erfahrung, die man bei verschiedenen Acalyptraten machen kann, „daß die pvt bei sehr schwacher Ausbildung ihre Richtung verändern" (Hennig 1958, p. 597). In der Gattung *Cremifania* scheinen sehr schwache, divergierende „pvt" (bzw. „postocellar bristles") nur bei manchen Individuen von *Cr. nigrocellulata* Czerny vorhanden zu sein. Sie stehen einander viel näher als die konvergierenden pvt der anderen Chamaemyiidae: noch zwischen den Innenrändern der beiden oberen Ozellen. Ich halte es daher für wahrscheinlich, daß sie den konvergierenden pvt anderer Chamaemyiidae nicht homolog sind. Wahrscheinlich sind sie nur ein besonders gut entwickeltes Paar der Börstchen, die auch sonst auf dem Ozellenhöcker vorkommen. Ich nehme daher an, daß konvergierende pvt wirklich zum Grundplan der Chamaemyiidae gehören. Bei der rezenten Gattung *Cremifania* sind sie, wie bei vielen anderen Gattungen, verloren gegangen. Nur bei einigen Individuen von *Cremifania nigrocellulata* werden sie durch ein besonders gut entwickeltes Paar von (divergierenden!) Börstchen des Ozellarhöckers scheinbar ersetzt. Diese Deutung ist wichtig für die Beurteilung der nachstehend aus dem Bernstein beschriebenen Gattung *Procremifania*.

Zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Chamaemyiidae müssen noch die verkürzte Analader und das Fehlen der dorsalen Praeapikalborsten aller Schienen sowie (als wichtigstes) die Lebensweise und die Morphologie der Larven gezählt werden. Während die beiden zuerst genannten Merkmale auch bei anderen Familien vorkommen, ist die Lebensweise der Larven, als räuberische Feinde der Aphidae, Adelgidae (= Chermesidae) und Coccina für die Chamaemyiidae außerordentlich charakteristisch. Zwar ist die Lebensweise der Larven bei weitem noch nicht von allen Arten bekannt. Da aber die Cremifaniinae als relativ ursprüngliche Schwestergruppe der Chamaemyiinae die gleiche Lebensweise haben wie diese, dürfen wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die räuberische Verfolgung von „Pflanzenläusen" als apoökes Merkmal zum Grundplan der Familie gehört. Auch in der Morphologie der Larven besitzen die Chamaemyiidae abgeleitete Merkmale, die mit ihrer spezialisierten Lebensweise zusammenhängen. Im einzelnen ist das noch nicht klar herausgearbeitet. Die Papillen der Körperoberfläche und die Ausbildung des Cephalopharyngealskelettes (insbesondere Verschmelzung von Hypostomal- und Pharyngealsklerit, Fehlen freier Parastomalfortsätze, wohl auch das Fehlen des Filterapparates im Pharynx) können hier aber schon genannt werden.

Leider sind die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Chamaemyiidae zu anderen Familien noch nicht mit Sicherheit bekannt. Ich habe (1958) vor allem wegen der konvergierenden pvt und der Verkürzung der Analader engere Verwandtschaftsbeziehungen zu den Lauxaniidae angenommen. McAlpine (1963) dagegen zeichnet in seinem Diagramm die Chamaemyiidae als Schwestergruppe der Sciomyzidae ein. Eine Begründung für diese Annahme läßt sich weder aus dem Diagramm noch aus dem Text seiner Arbeit entnehmen. Die Frage ist bisher ungeklärt.

In der Frage nach der systematischen Gliederung der Chamaemyiidae bedeuten die Arbeiten von McAlpine (1960, 1963) dagegen einen großen Fortschritt. Dieser Autor nimmt ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den beiden Unterfamilien Cremifaniinae und Chamaemyiinae an. Die Richtigkeit dieser Annahme ist unbezweifelbar. Delucchi & Pschorn-Walcher (1954) haben Zweifel an der Zugehörigkeit von *Cremifania* zu den Chamaemyiidae geäußert, und auch McAlpine (1963) weist diese nicht von der Hand. Aber es besteht auf Grund der Übereinstimmung in eindeutig apomorphen Merkmalen (die nicht zuletzt in der Lebensweise und Morphologie der Larven liegen) kein Zweifel darüber, daß *Cremifania* mit den übrigen Gattungen der Chamaemyiidae näher verwandt ist als mit irgendeiner anderen Familie der Cyclorrhapha. Wollte man *Cremifania* als Vertreter einer eigenen Familie ansehen, dann müßte diese mit den

Chamaemyiidae in einer übergeordneten Einheit (etwa: Überfamilie) zusammengefaßt werden. Die Entscheidung der Frage, ob 2 in einem Schwestergruppenverhältnis zueinanderstehende Gruppen als Unterfamilien einer Familie oder als Familien einer Überfamilie anzusehen sind, muß von übergeordneten Gesichtspunkten aus entschieden werden (siehe S. 62), die im vorliegenden Falle eindeutig dafür sprechen, daß die Chamaemyiidae mit Einschluß der Cremifaniinae nur als Familie bezeichnet werden dürfen.

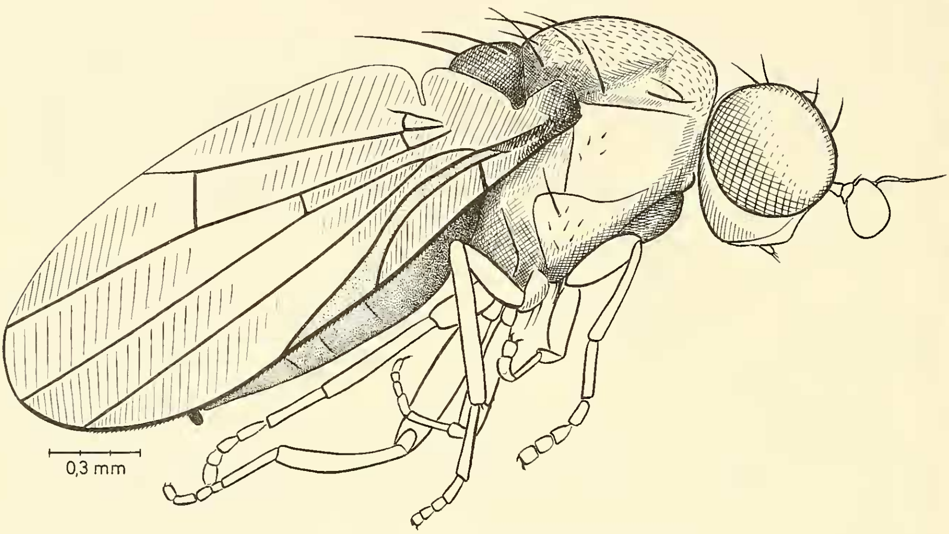


Abb. 148. *Procremifania electrica* n. sp. Holotypus. Habitus.

Die Annahme, daß zwischen den Cremifaniinae und den Chamaemyiinae ein Schwestergruppenverhältnis besteht, wird durch die Abb. 149 begründet. Bei den Chamaemyiinae unterscheidet McAlpine (1963) 2 Tribus: Chamaemyiini und Leucopini. Aber nur die Leucopini sind als monophyletische Gruppe gut begründet. Die Übereinstimmung der zu den Chamaemyiini gestellten Gattungen besteht dagegen, soweit bekannt, ausschließlich in relativ (d. h. bezogen auf den Grundplan der Chamaemyiinae) ursprünglichen Merkmalen (Symplesiomorphie). Es besteht daher der Verdacht, daß die Chamaemyiini sensu McAlpine eine paraphyletische Gruppe sind, und daß einzelne Gattungen dieser „Tribus" mit den Leucopini vielleicht näher verwandt sind als andere.

Schwer zu beurteilen ist die Frage, welche Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der nachstehend aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Art und den rezenten Gattungen und Arten bestehen. Darüber, daß die Art zu den Chamaemyiidae gehört, besteht keinerlei Zweifel. Sie besitzt alle charakteristischen Merkmale dieser Familie, soweit sie an den Imagines äußerlich überhaupt festgestellt werden können: die konvergierenden pvt, die abgekürzte Analader und vor allem der charakteristisch gebogene Verlauf der r_1. Auch auf die Fühlerborste kann hingewiesen werden: Deren 2. Glied ist auffällig lang und verdickt; das 3. Glied ist verhältnismäßig kurz (Abb. 154). McAlpine (1963) führt dieses Merkmal zwar nicht an. Es scheint aber doch charakteristisch für die Chamaemyiidae zu sein. Damit ist aber die Frage noch nicht beantwortet, ob die im Bernstein gefundene Art in die Stammgruppe der Familie oder zu einer der beiden Unterfamilien gehört. Die meisten ihrer Merkmale sind, bezogen auf den Grundplan der Chamaemyiidae, verhältnismäßig plesiomorph. Sie erlauben also keine Bestimmung

der Verwandtschaftsbeziehungen. Da die abgeleiteten Merkmale der Unterfamilie Chamaemyiinae äußerlich nicht erkennbar sind, haben auch sie für die Beurteilung der Bernsteinform keine Bedeutung. Das einzige äußerlich erkennbare, vermutlich abgeleitete Merkmal der Chamaemyiinae ist das Proscutellum. Da McAlpine (1963) in seiner Merkmalstabelle dieses Merkmal bei den anderen Familien der Sciomyzoidea und Lauxanioidea (p. 242) nicht aufführt, dürfte es nur innerhalb der Chamaemyiinae auftreten. Sein Fehlen bei den im ganzen sehr ursprünglichen Cremifaniinae würde man dann als ursprünglich deuten. Allerdings fehlt ein Proscutellum auch den Gattungen *Lipoleucopis* und *Paraleucopis*. Da es sich bei diesen aber um relativ abgeleitete Formen handelt, möchte man annehmen, daß es hier sekundär verlorengegangen ist. Jedenfalls möchte ich das Fehlen eines Postscutellums bei *Procremifania* als Merkmal ansehen, in dem diese Gattung noch ursprünglicher ist als die Chamaemyiinae. Auch dieses Merkmal gibt also keinen Aufschluß über ihre Verwandtschaftsbeziehungen.

Bedeutungsvoll ist aber vielleicht das Fehlen der Propleuralborste. Das ist anscheinend ein sicheres abgeleitetes Merkmal der Cremifaniinae. Ähnliches gilt wahrscheinlich auch für das Fehlen der Praesuturalborste (prs oder ph). Zweifellos abgeleitet ist auch das Fehlen der pvt bei den rezenten Cremifaniinae (siehe dazu auch oben). Allerdings kommt dieses Merkmal auch bei einigen Gattungen der Chamaemyiinae vor. Bei *Procremifania* sind deutliche, aber sehr schwach entwickelte pvt vorhanden. Das Fehlen der pp, der prs (ph) und die ausgesprochen schwache Entwicklung der pvt bei *Procremifania* könnten also für die Zugehörigkeit dieser Gattung zu den Cremifaniinae sprechen. Vielleicht gilt das auch für die Form der Analader: Die Ader ist bei *Procremifania* am freien Ende etwas nach hinten gebogen (Abb. 155). Genau dieselbe Form hat sie auch bei *Cremifania* (vgl. Fig. 2 bei Delucchi & Pschorn-Walcher 1954). Bei den Chamaemyiinae scheint die Analader ganz gerade zu sein (vgl. Hennig 1958, Fig. 153, 154). Möglicherweise ist das aber ein belangloser Unterschied.

Wenn *Procremifania* wirklich zu den Cremifaniinae gehört, dann muß das Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen und den Chamaemyiinae zur Bernsteinzeit bereits bestanden haben. Es muß damals neben *Procremifania* also auch schon unmittelbare Vorfahren der rezenten Chamaemyiinae gegeben haben.

Nicht verwunderlich ist, daß *Procremifania* in einigen Merkmalen (z. B. in den rundlichen Augen und schmalen Backen, im Vorhandensein schwach entwickelter pvt und in der weniger stark verbreiterten Flügelzelle R_1) noch ursprünglicher ist als die rezente Gattung *Cremifania*. *Procremifania* gehört in die Stammgruppe der Cremifaniinae. Ein unmittelbares Abstammungsverhältnis zwischen *Procremifania electrica* und *Cremifania* ist vielleicht wegen der bei *Procremifania* schwach entwickelten Costa zwischen r_{4+5} und m_1 unwahrscheinlich.

Zu den Cremifaniinae gehören nur 2 rezente Arten der Gattung *Cremifania* in der paläarktischen (*Cr. nigrocellulata* Czerny) und nearktischen (*Cr. nearctica* McAlpine) Region. Die Larven der paläarktischen Art sind räuberische Feinde von Tannenläusen (Adelgidae = Chermesidae). Die Vermutung, daß dies auch die Lebensweise der Larven von *Procremifania succini* im Bernsteinwalde gewesen ist, hat eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich (siehe dazu auch S. 8—9).

McAlpine (1963) äußert die Vermutung, daß auch die von Malloch (1933) aus S. Chile beschriebene Gattung *Sciochthys* (mit der einzigen Art *uniseta* Mall.) zu den Cremifaniinae gehören könnte. Bei *Sciochthys* (deren Typus ich in London gesehen habe), fehlen zwar wie bei den Chamaemyiidae die dorsalen Praeapikalborsten der Schienen. Sie hat aber lange, divergierende pvt; die Analader erreicht den Flügelrand und r_1 hat nicht den für die Chamaemyiidae charakteristischen gebogenen Verlauf. Ich glaube daher sicher, daß *Sciochthys* nicht zu den Chamaemyiidae gehört.

Nach den vorstehenden Erörterungen hätten wir folgende Stellung von *Procremifania* im System der Chamaemyiidae anzunehmen:

Familie Chamaemyiidae

1. Unterfamilie Cremifaniinae McAlpine
   Stammgruppe: *Procremifania* (Baltischer Bernstein)
   rezente Gattung: *Cremifania* (2 Arten)
2. Unterfamilie Chamaemyiinae
   (Tribus Chamaemyiini: vielleicht paraphyletisch)
   Gattungen: siehe McAlpine 1963
   Tribus Leucopini McAlpine
   Gattungen: siehe McAlpine 1963

Procremifania electrica **novum genus, nova spec.** (Abb. 148, 150—155)

Holotypus: 1 ♀ im Zoolog. Museum Kopenhagen, mit der Bezeichnung „Klarskov Andersen, 16. 9. 59".

Paratypus: 1 ♀ ebenfalls im Zoolog. Museum Kopenhagen, mit der Bezeichnung „Henningsen, 5. – 4. – 59".

Die Gattung unterscheidet sich von *Cremifania* durch die großen rundlichen Augen und die entsprechend schmalen Backen (Abb. 151). Stirn breit (Abb. 150), ihr Vorderrand ist nicht ausgerandet, die Lunula infolgedessen nur schmal. Vorhanden sind vte,

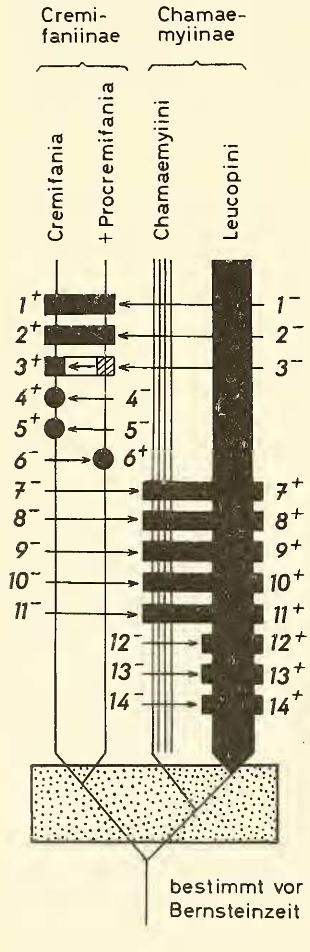


Abb. 149. Systematische Gliederung der Chamaemyiidae mit Begründung entsprechend dem Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik. Erläuterung der Merkmale in der Tabelle S. 117. Die im punktierten Feld eingezeichneten Verzweigungen des Stammbaumes können vor, während oder nach der Bernsteinzeit stattgefunden haben.

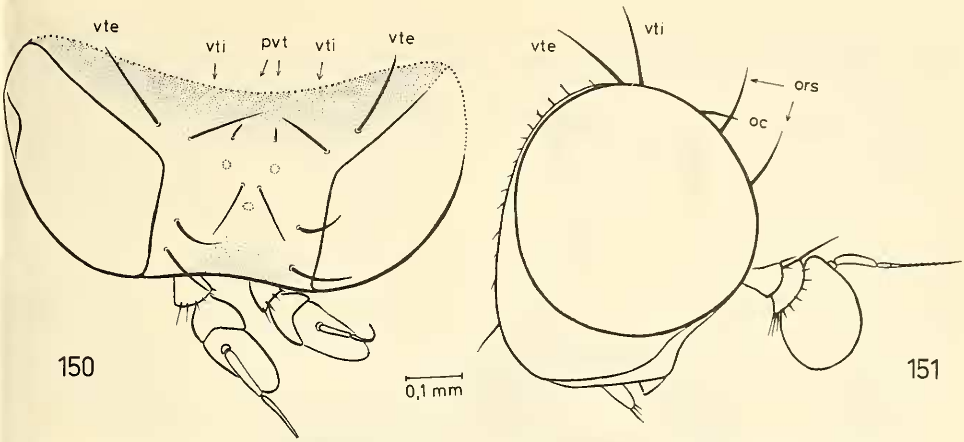


Abb. 150 und 151. *Procremifania electrica* n. sp. Holotypus. Kopf. 150: Stirnansicht; 151: Profil.

vti, 2 kräftige ors, ganz kurze, aber nicht haarförmige, leicht konvergierende pvt und kurze oc, die zwischen den Ozellen stehen. Am Unterrande der Backen sind keine Borsten erkennbar. Palpen schmal. Das 3. Fühlerglied ist am Ende breit abgerundet (Abb. 154). Fühlerborste nur sehr kurz und fein behaart.

Thorax (Abb. 152) mit 1 h, 2 n, 1 sa, 2 pa, 2 dc, 2 (Paar) sc und 1 stpl. Es sind also weder Propleuralborsten noch prs noch prsc vorhanden. Auch ein Proscutellum ist nicht entwickelt. Ob die Mesopleura kleine Börstchen oder Haare trägt, ist nicht mit

---

Erklärung der in Abb. 149 dargestellten Merkmalsverteilung

1-/1+ Propleuralborste (pp) vorhanden / pp fehlt.
Die Propleuralborste gehört offenbar zum Grundplan der Chamaemyiidae. Sie fehlt aber, außer bei den Cremifaniinae, auch bei vielen Chamaemyiinae.

2-/2+ Praesuturalborste (prs) vorhanden / prs fehlt.
Da die Borste bei den Chamaemyiinae wie bei den Lauxaniidae vorhanden ist, gehört sie offenbar zum Grundplan der Chamaemyiidae.

3-/3+ Postvertikalborsten (pvt) wohl entwickelt / pvt reduziert.
Die pvt sind bei *Procremifania* noch schwach entwickelt und fehlen bei *Cremifania* ganz. Sie fehlen auch bei manchen Chamaemyiinae.

4-/4+ Augen rundlich / Augen queroval.

5-/5+ Sternopleuralborste (stpl) vorhanden / stpl fehlt.
Es wird angenommen, daß eine stpl zum Grundplan der Chamaemyiidae gehört.

6-/6+ Costa bis zur Mündung von m_1 wohl entwickelt / Costa zwischen den Mündungen von r_{4+5} und m_1 nur schwach entwickelt.

7-/7+ 3 Spermatheken vorhanden / 4 Spermatheken vorhanden.

8-/8+ Surstyli (Paralobi) des ♂ frei beweglich / Surstyli dem Epandrium unbeweglich angegliedert.

9-/9+ Phallapodem sehr groß, cuneiform, frei vom Hypandrium / Phallapodem cultelliform, mit dem Hypandrium verschmolzen.
Angaben nach McAlpine (1963); siehe die Abbildungen in dieser Arbeit.

10-/10+ Aedeagus biegsam, schwach gewunden, mit Haaren und Dornen besetzt / Aedeagus röhrenförmig, rigid.
Angaben nach McAlpine (1963); siehe die Abbildungen in dieser Arbeit.

11-/11+ Proscutellum primär fehlend / Proscutellum vorhanden oder sekundär fehlend.

12-/12+ Lunula schmal, nackt; Stirn vorn nicht ausgerandet / Lunula breit, freiliegend, behaart; Stirn vorn ausgerandet.

13-/13+ Frontorbitalborsten (ors) vorhanden / ors fehlen.
Von McAlpine nicht angegeben.

14-/14+ 6. Tergit im männlichen Postabdomen vorhanden / 6. Tergit fehlt.
Vergleiche dazu Hennig (1938).

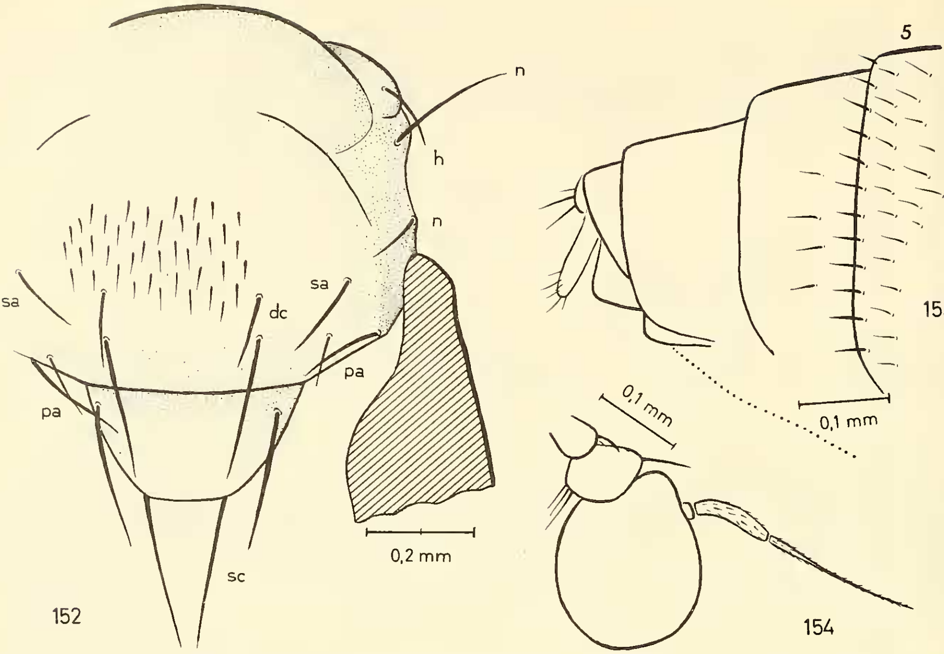


Abb. 152—154. *Procremifania electrica* n. sp. 152: Thorax (Dorsalansicht); 153: Endsegmente des Abdomens; 154: Fühler.

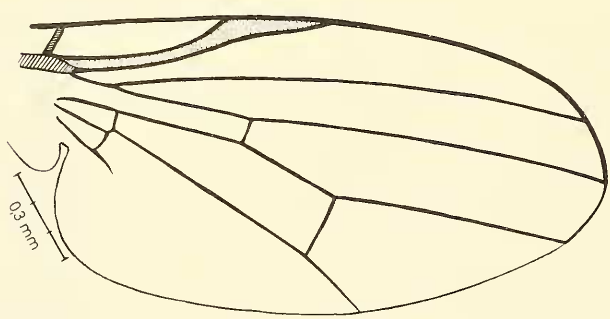


Abb. 155. *Procremifania electrica* n. sp. Holotypus. Flügel.

Sicherheit erkennbar, da die Pleuren teilweise durch Schlieren im Bernstein, teilweise auch durch eine feine Luftschicht verdeckt sind. Auf jeden Fall ist keine eigentliche Mesopleuralborste vorhanden. Es scheint mir aber, daß einige feine Härchen vorhanden sind. Die Sternopleura trägt aber am hinteren Oberrande (abweichend von der rezenten Gattung *Cremifania*) eine kräftige Sternopleuralborste und ist außerdem behaart.

Im Flügel (Abb. 155) hat r_1 die auch für die rezenten Chamaemyiidae charakteristische Biegung gegenüber der Mündung von sc. Die Zelle R_1 ist verhältnismäßig groß und, wie es scheint, in beiden Flügeln ganz leicht gebräunt. Analzelle wie bei den rezenten Chamaemyiidae bauchig begrenzt. Analader, ebenfalls wie bei den rezenten Chamaemyiidae, sehr kurz. Die Costa ist zwischen den Mündungen von r_{4+5} und m_1 nur sehr schwach entwickelt. Die kräftigen Dörnchen am Vorderrande des Flügels enden in der Nähe der Mündung von r_{2+3}, so wie das Delucchi & Pschorn-Walcher (1954)

von *Cremifania nigrocellulata* abbilden. Halteren auf beiden Körperseiten durch starke weißliche Trübungen verdeckt. Es ist daher nicht zu erkennen, ob sie wie bei der rezenten Gattung *Cremifania* innen behaart sind.

Beine ohne irgendwelche Besonderheiten; Schienen wie bei den rezenten Chamaemyiidae ohne dorsale Praeapikalborsten.

Körperlänge: etwa 2,3 mm.

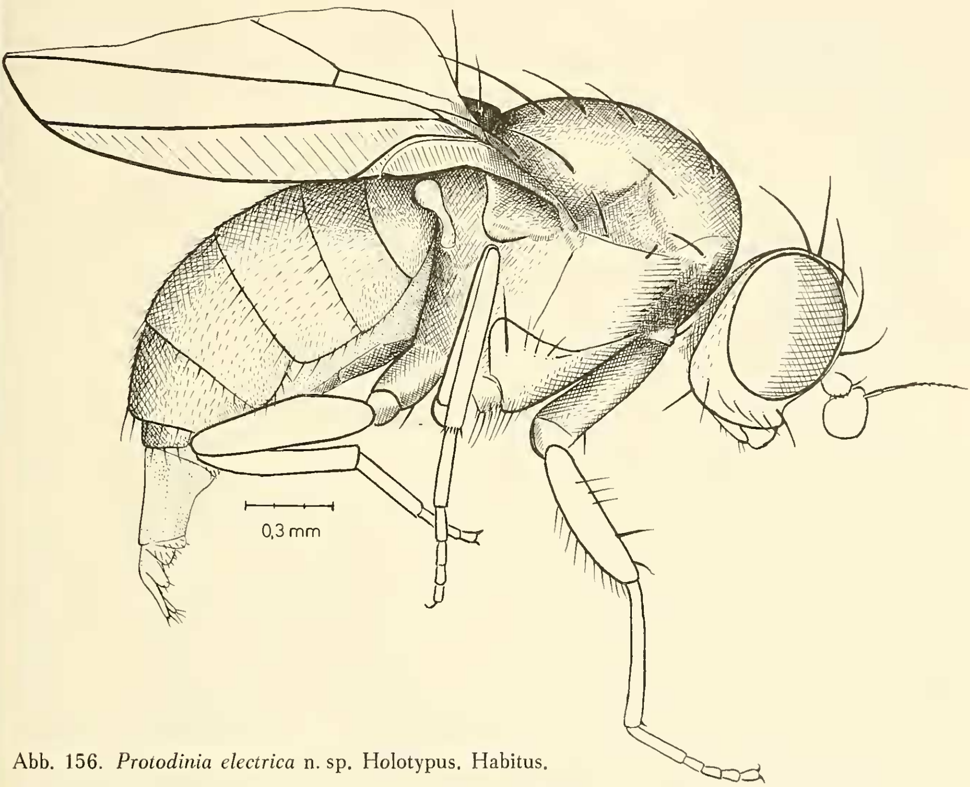


Abb. 156. *Protodinia electrica* n. sp. Holotypus. Habitus.

Familie **Odiniidae**

Die Familie Odiniidae ist erst in neuerer Zeit von den Agromyzidae abgetrennt worden. Ihre Verwandtschaftsbeziehungen sind noch nicht endgültig geklärt. Wie ich früher (1958) ausgeführt habe, „läßt sich zwar ein entscheidender Grund für die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Odiniidae und Agromyzidae nicht beibringen, ebensowenig aber ein entscheidender Gegengrund". Dasselbe würde aber auch zu Hypothesen gesagt werden können, die ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Odiniidae und anderen Familien der Acalyptratae annehmen wollten. Nicht einmal als monophyletische Gruppe sind die Odiniidae sicher begründet. Sie unterscheiden sich z. B. von den Agromyzidae, soweit bisher bekannt, ausschließlich durch ursprüngliche Merkmale. Man kann daher die Möglichkeit nicht ausschließen, daß die eine der beiden Unterfamilien der Odiniidae (siehe unten) mit den Agromyzidae näher verwandt ist als die andere. Auch die Lebensweise schließt das nicht aus. Soweit bekannt, scheinen die Larven aller Odiniidae (mit einer Ausnahme) in den Gängen holzbohrender Insekten (besonders Käfer: Cerambycidae, Phycitidae, Oedemeridae, Curculionidae in Alnus, Salix, Populus, Ulmus, Hicoria) zu leben. Die Larven der Agromyzidae sind da-

gegen ausschließlich Minierer und zeigen auch durchweg gewisse Anpassungen an diese Lebensweise. Nun hat aber NOWAKOWSKI (1962) die Hypothese entwickelt, daß die Agromyzidae ursprünglich Kambiumminierer gewesen sind, und daß die Larven der Gattung *Dendromyza* diese Lebensweise noch beibehalten haben. Die Lebensweise der Agromyzidae könnte sich dann durchaus aus derjenigen der Odiniidae entwickelt haben; mit anderen Worten: die Odiniidae sind möglicherweise „plesioök" im Vergleich zu den Agromyzidae. So wie *Turanodinia coccidarum* Stackelberg, deren Larve in den Eimassen von *Pseudococcus comstocki* Kuw. (STACKELBERG 1944) wohl im Grunde genommen nichts anderes ist als eine *Odinia*-Art mit abweichender Lebensweise, so könnten auch die Agromyzidae durch eine zunächst nur geringfügige Änderung der Lebensweise aus Vorfahren hervorgegangen sein, die zugleich die Vorfahren einer Teilgruppe der Odiniidae waren. Ich halte das zwar für unwahrscheinlich. Streng genommen ließe sich dagegen bisher aber doch nur sagen, daß sich eine solche Annahme nicht beweisen läßt.

Bei dieser Lage der Dinge genügt es nicht, daß man an fossilen Formen die diagnostischen Merkmale der rezenten Odiniidae nachweist, um sie in diese Familie einordnen zu können. Sie könnten dann ebensogut in die Stammgruppe der Odiniidae + Agromyzidae oder auch in die Stammgruppe der Agromyzidae gehören. Für die nachstehend beschriebene Art aus dem Baltischen Bernstein können allerdings diese beiden Möglichkeiten mit ziemlicher Sicherheit ausgeschlossen werden, da für sie nähere Verwandtschaft mit einer monophyletischen Teilgruppe der Odiniidae wahrscheinlich gemacht werden kann.

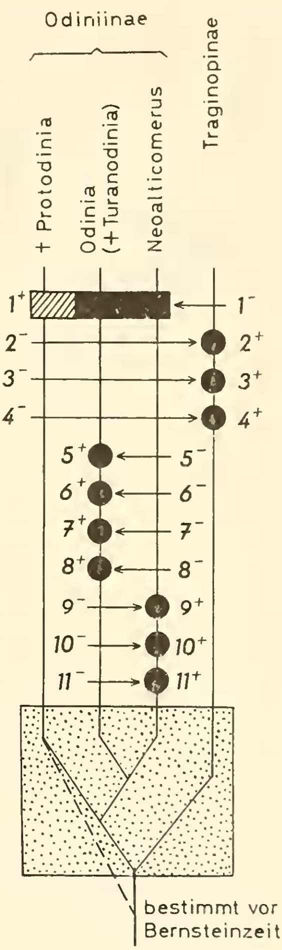
Die rezenten Gattungen der Odiniidae (SHEWELL 1960) gehören wahrscheinlich zu 2 verschiedenen engeren monophyletischen Gruppen, zwischen denen ein Schwestergruppenverhältnis bestehen dürfte (Abb. 157). Sie unterscheiden sich voneinander auch ein wenig in den Schwerpunkten ihrer geographischen Verbreitung (Abb. 158).

Die eine von diesen (Unterfamilie Traginopinae), zu der die Gattungen *Schildomyia, Paratraginops* und *Traginops* gehören, ist ausgezeichnet durch behaartes Scutellum, stark entwickelten Ozellenhöcker und behaarte Lunula. Das sind im Rahmen der Familie sicherlich abgeleitete Merkmale. Bei den beiden Gattungen *Paratraginops* und *Traginops* sind die beiden zuletzt genannten Merkmale offenbar noch etwas weiter entwickelt als bei *Schildomyia.* SHEWELL (1960) unterscheidet diese Gattung zwar durch das Merkmal „ocelli normal" von *Traginops* und *Paratraginops* („ocelli on large tubercle well forward of vertex"), aber MALLOCH (1926) gibt in der Beschreibung von *Schildomyia* (zum Unterschied von *Odinia*) an: „ocellar triangle ... elevated." Man kann also eine stärkere Entwicklung des Ozellarhöckers wohl sicher für den Grundplan der Traginopinae annehmen. Ähnlich ist es mit der Behaarung der Lunula. Diese ist bei *Schildomyia* einfach, bei *Traginops* und *Paratraginops* aber zu einem samtschwarzen Fleck, der die Lunula bedeckt, weitergebildet. Bei *Schildomyia yushimai* Kato ist die Lunula nach KATO (1952) allerdings nackt. Aber man darf wohl annehmen, daß die Behaarung bei dieser einen Art sekundär verlorengegangen ist. Jedenfalls steht der Annahme, daß alle 3 oben genannten Merkmale als abgeleitete Merkmale zum Grundplan der Traginopinae gehören, kaum etwas im Wege.

Für die 2. Unterfamilie (Odiniinae), zu der die Gattungen *Odinia, Turanodinia* und *Neoalticomerus* gehören, ist die Reduktion der Costa zwischen den Mündungen von r_{4+5} und m_1 charakteristisch. In den übrigen Merkmalen sind die Odiniinae (wenigstens im Grundplan) ursprünglicher als die Traginopinae.

Leider sind bei dem Bernsteinfossil gerade die Flügel stark beschädigt. Nur der rechte Flügel ist soweit erhalten, daß man das Fehlen einer wohlentwickelten Costa zwischen den Mündungen von r_{4+5} und m_1 mit einiger Sicherheit feststellen kann. Da die Merkmale der Traginopinae mit Sicherheit fehlen, ist der Schluß wohl berechtigt, daß *Protodinia* zu den Odiniinae gehört.

Abb. 157. Systematische Gliederung der Odiniidae mit Begründung entsprechend dem Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik. Erläuterungen der Merkmale in der Tabelle unten. Die im punktierten Feld liegenden Verzweigungen des Stammbaumes können vor, während oder nach der Bernsteinzeit erfolgt sein.



Erklärung zu der in Abb. 157 dargestellten Merkmalsverteilung.

plesiomorpher Merkmalszustand		apomorpher Merkmalszustand	
1 –	Costa endet an der Mündung von m_1	1 +	Costa endet an der Mündung von r_{4+5}
2 –	Scutellum oben nackt	2 +	Scutellum oben behaart
3 –	Ozellenhöcker flach	3 +	Ozellenhöcker stärker gewölbt
4 –	Lunula nackt	4 +	Lunula behaart
5 –	Hinterschenkel in beiden Geschlechtern normal	5 +	Hinterschenkel der Männchen stark verdickt
6 –	1 + 3 dc vorhanden	6 +	2 + 3 dc vorhanden
7 –	Keine pra (nur 1 sa) vorhanden	7 +	pra („2 sa") vorhanden
8 –	pvt an der Wurzel einander genähert, primär vorhanden, schwach entwickelt	8 +	pvt an der Wurzel weit voneinander entfernt, lang und kräftig
9 –	Mesopleura nackt, am Hinterrande ohne Borsten ?	9 +	Mesopleura behaart, am Hinterrande mit kräftigen mpl-Borsten
10 –	Vibrissen vor den Peristomalienborsten; deren vorderste nicht verstärkt	10 +	Vibrissen hochgerückt; vorderste Peristomalienborste verstärkt und unter die Vi gerückt
11 –	pvt stärker entwickelt, Weiterentwicklung des unter 8 – verzeichneten Zustandes	11 +	pvt schwach und reduziert

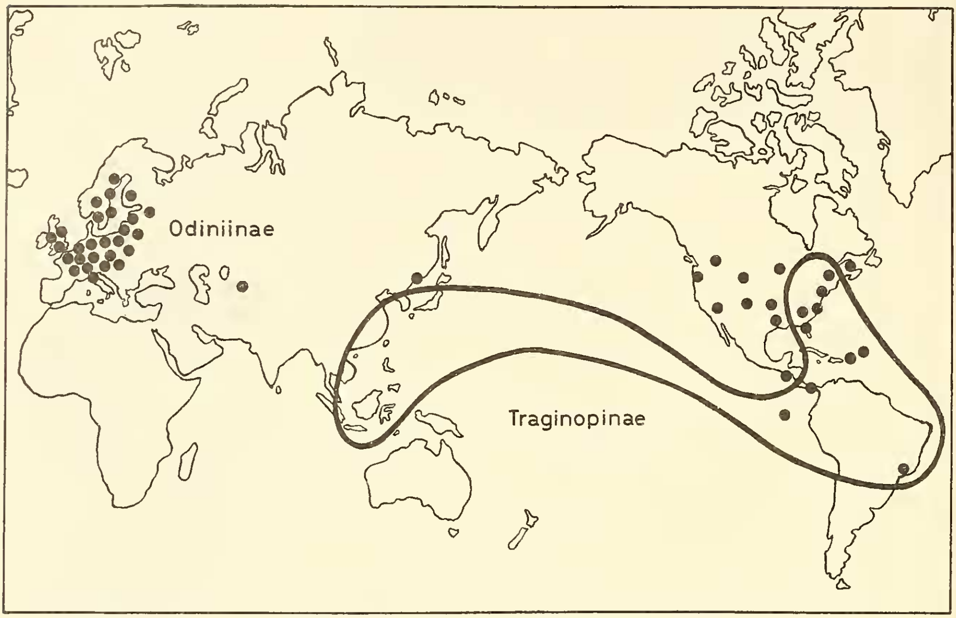


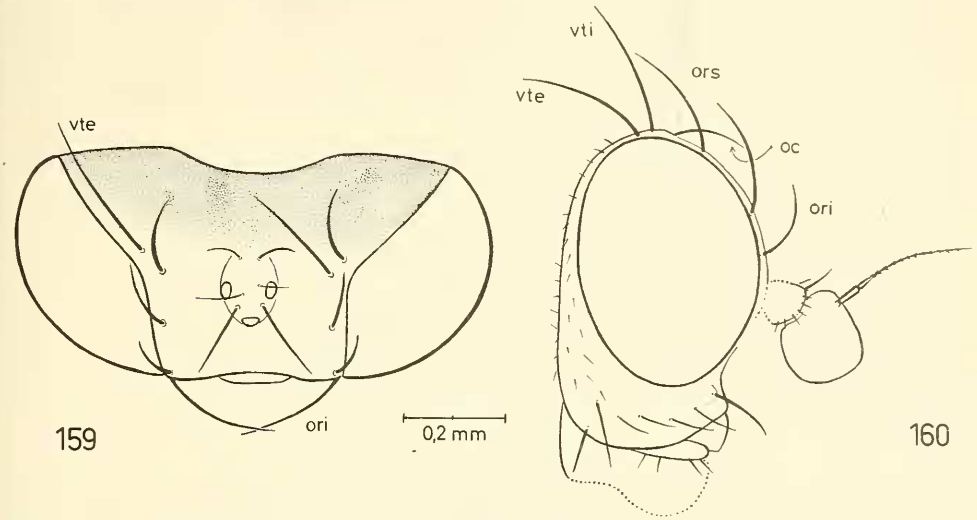
Abb. 158. Geographische Verbreitung der Familie Odiniidae. Schwarze Punkte: Odiniinae. Starke Umrandung (ohne weitere Kennzeichnung): Traginopinae.

Innerhalb dieser Unterfamilie scheint ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen zwischen *Odinia* (einschließlich *Turanodinia coccidarum,* die vielleicht nicht mehr als eine stärker abgeleitete *Odinia*-Art ist) und *Neoalticomerus.* Jede dieser beiden Gattungen hat abgeleitete Merkmale, die bei der anderen nicht vorhanden sind:

Bei *Odinia* sind die Hinterschenkel des Männchens stark verdickt. Vor der Quernaht sind 2 dc (im ganzen also 2 + 3 dc) vorhanden. Wahrscheinlich ist auch die sehr kräftige Entwicklung und die weite Trennung der pvt ein abgeleitetes Merkmal der Gattung *Odinia,* da bei allen anderen Gattungen (einschließlich Traginopinae) die pvt schwächer zu sein und einander näher zu stehen scheinen als die beiden oberen Ozellen. Nicht ganz sicher ist es, ob *Odinia* sich im Besitze einer pra (im ganzen 2 sa nach der Terminologie von Sabrosky 1959) von *Neoalticomerus* unterscheidet. Bei *Neoalticomerus,* einer Gattung, die in den bei *Odinia* angeführten Merkmalen die jeweils ursprünglichere Ausprägungsstufe zeigt, ist die Vibrisse nach oben gerückt und die benachbarte vorderste Borste der Peristomalien verstärkt, so daß es aussieht, als seien 2 Vi vorhanden (Shewell 1960: "Vibrissa well above anterior oral margin; anterior peristomal bristle not much weaker than vibrissa and placed below it"). Die pvt sind stark reduziert. Hendel (1903) hatte angegeben, daß sie bei *Neoalticomerus* überhaupt fehlen. Sie sind aber als sehr kleine, leicht nach vorn geneigte Härchen vorhanden. Vielleicht ist auch die Behaarung der Mesopleura und das Vorhandensein von starken Mesopleuralborsten ein abgeleitetes Merkmal der Gattung *Neoalticomerus;* denn bei allen anderen Odiniidae ist die Mesopleura nackt.

Nimmt man diese Deutung der Merkmale an, dann wäre *Protodinia* durch eine Kombination der ursprünglichen Merkmale beider Gattungen ausgezeichnet. Man kann also keine näheren Verwandtschaftbeziehungen zwischen ihr und einer bestimmten rezenten Gattung nachweisen. Allerdings wird diese Feststellung dadurch etwas entwertet, daß nur ein Weibchen bekannt ist. Man kann daher nicht wissen, ob die Männchen nicht doch vielleicht etwas verdickte Hinterschenkel hatten wie die Männchen von *Odinia.*

Hendel (1903) gibt noch an, daß bei *Neoalticomerus* alle Schienen außer dem Endsporne an den Mittelschienen dorsale Praeapikalborsten haben, während bei *Odinia* nur die Mittelschienen einen Kranz von Endspornen hätten und dorsale Praeapikalborsten fehlen. Aber nach Sabrosky (1959) besitzen alle Schienen auch bei *Odinia* dorsale Praeapikalborsten, wenn diese auch nur kurz und schwach ausgebildet sind. Mit diesem Merkmal ist also wenig anzufangen.



159 160

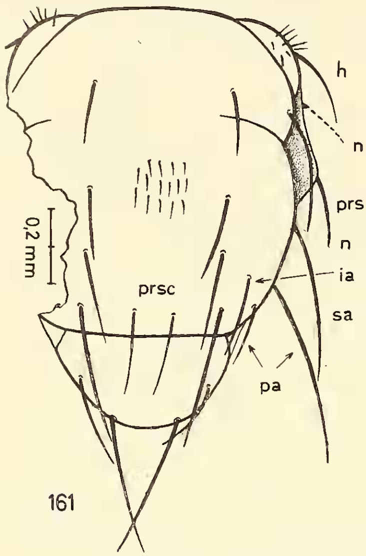
Abb. 159 und 160. *Protodinia electrica* n. sp. Holotypus. Stirn (159) und Kopfprofil (160).

Man wird daher eine nähere Verwandtschaft zwischen *Odinia* und *Protodinia* nicht für erwiesen halten dürfen und *Protodinia* mindestens vorläufig in die Stammgruppe der Odiniinae stellen. Sonst müßte man zwangsläufig folgern, daß zur Bernsteinzeit neben den Vorfahren der Gattung *Odinia* auch bereits selbständige Vorfahren der Gattung *Neoalticomerus* gelebt haben. Zunächst beruht aber selbst die Annahme von der Zugehörigkeit von *Protodinia* zu den Odiniinae, und damit der Schluß, daß es zur Bernsteinzeit bereits die beiden Unterfamilien Odiniinae und Traginopinae gegeben hat, auf der Voraussetzung, daß sich das Fehlen der Costa zwischen r_{4+5} und m_1 bei *Protodinia* bestätigt.

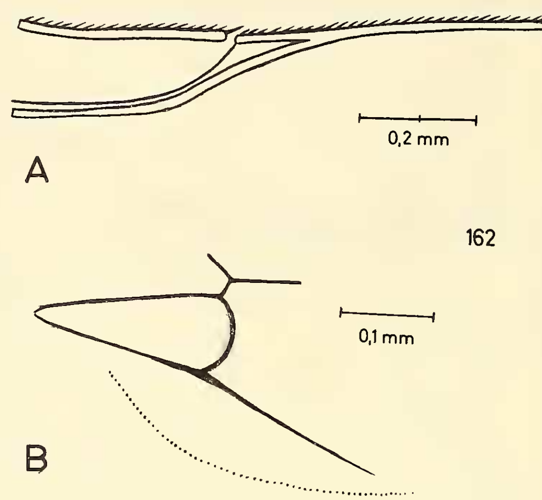
Gegen die Zuordnung von *Protodinia* zu den Odiniinae könnte man vielleicht sogar anführen, daß sowohl bei den Odiniinae wie bei den Traginopinae die Flügel eine mehr oder weniger ausgedehnte dunkle Fleckenzeichnung besitzen, während bei *Protodinia* die Flügel völlig farblos sind. Nach den Erfahrungen bei anderen Formen (siehe z. B. *Anthoclusia,* S. 165) sollte man annehmen, daß die Flügelzeichnung bei *Protodinia* auch im Bernstein erhalten geblieben wäre, wenn sie jemals vorhanden war. Man könnte daraus folgern, daß *Protodinia* als Form mit noch ungezeichneten Flügeln in die Stammgruppe aller Odiniidae und nicht bereits in die der Odiniinae gehöre. Solche Überlegungen müssen aber unfruchtbar bleiben, solange kein besser erhaltenes Material von *Protodinia* bekannt ist.

Die Odiniinae sind überwiegend holarktisch verbreitet und dringen nur mit wenigen Arten der Gattung *Odinia* in die neotropische Region ein. Dagegen sind die Traginopinae vorwiegend in der neotropischen (mit einer nearktischen Art) und in der orientalischen Region (nordwärts bis Japan und Tsingtau) verbreitet. Dieser Unterschied (Abb. 158) weist auf eine etwas verschiedene Verbreitungsgeschichte der beiden Unter-

familien hin. Wenn *Protodinia* wirklich zu den Odiniinae gehören sollte, so könnte das darauf hinweisen, daß schon zur Bernsteinzeit die Verbreitung der beiden Unterfamilien verschieden war.



161



162

Abb. 161 und 162. *Protodinia electrica* n. sp. Holotypus. Thorax (161), Vorderrand des Flügels (162 A) und Analzelle (162 B).

Protodinia electrica **novum genus, nova spec.** (Abb. 159—165)

Holotypus: 1 ♀ im Zoologischen Museum Kopenhagen mit der Bezeichnung „C. V. Henningsen 21. 11. 60".

Das einzige vorliegende Tier ist ziemlich schlecht erhalten: Der Thorax ist auf der linken Seite beschädigt. Vom linken Flügel ist nur ein Stumpf vorhanden, und auch der rechte Flügel ist hinter r_{4+5} abgeschliffen.

Kopf (Abb. 159, 160) höher als lang, abgerundet rechteckig. Augen vertikal elliptisch. Backen nicht ganz so breit wie das 3. Fühlerglied. Jederseits eine kräftige Vibrisse und hinter dieser 4 schwächere Peristomalienborsten. Die breite Stirn geht mit einer abgerundeten Scheitelkante in den Hinterkopf über. Es sind pvt, vte, vti, oc, 2 reklinate und 1 lange und kräftige einwärts gebogene ors vorhanden. Die stark divergierenden pvt stehen einander mit der Wurzel näher als die beiden oberen Ozellen. Sie stehen etwa auf der gerundeten Scheitelkante und sind kaum länger und nicht kräftiger als das zwischen den Ozellen stehende Börstchenpaar. Mit ihren Spitzen sind sie nach den Seiten und nur schwach nach vorn gerichtet. Das 3. Fühlerglied ist annähernd abgerundet quadratisch. Das 2. Glied der Fühlerborste ist etwa $2^1/_2$mal so lang wie breit, das 3. Glied kurz behaart.

Auf dem Thorax (Abb. 161, 165) sind vorhanden: 1 h, 1 + 3 dc, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 1 prsc, 2 (Paar) sc, 1 pp, 5 stpl. Das Scutellum ist oberseits ganz nackt. Mesopleura vollkommen nackt. Sternopleura behaart, am Oberrande mit 4 schwächeren und weiter hinten mit 1 langen und kräftigen Sternopleuralborste.

Flügel (Abb. 162, 163) schlecht erhalten. Costa mit Bruchstelle an der Mündung von sc. r_1 im Endabschnitt, ähnlich wie bei den Chamaemyiidae, etwas gegen die sc gedrückt. Die schwarzen Dörnchen der Costa sind gleichmäßig angeordnet; zwischen ihnen stehen keine feineren Härchen. Sie reichen nicht über die Mündung von r_{2+3} hinaus. Die Costa scheint an der Mündung von r_{4+5} zu enden. Analzelle bauchig begrenzt: cu_{1b} rückläufig. Die Analader (cu_{1b} + 1a) erreicht den Flügelrand nicht.

Vorderschenkel auf der Dorsalseite mit einigen kräftigeren Borsten und auf der pv-Seite mit einer Reihe verlängerter Borsten. Mittelschiene mit einem schwach ausgebildeten Dörnchenkranz. Eine, wenn auch schwach ausgebildete, dorsale Praeapikalborste ist wenigstens an den Vorderschienen zu erkennen. Wahrscheinlich ist eine solche an allen Schienen vorhanden.

Legrohr wie in Abb. 164 dargestellt.

Färbungen oder Zeichnungen sind nicht zu erkennen. Die Körperfärbung kann aber nicht hell (gelb oder rot) gewesen sein. Beine zum Teil heller. Mindestens die Tarsen dürften gelb gewesen sein.

Körperlänge: etwa 2,5 mm.

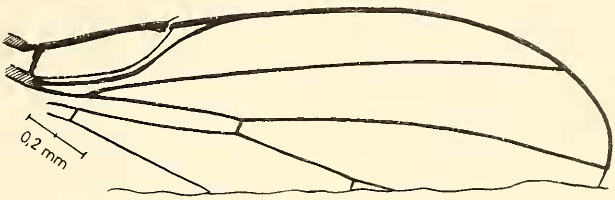
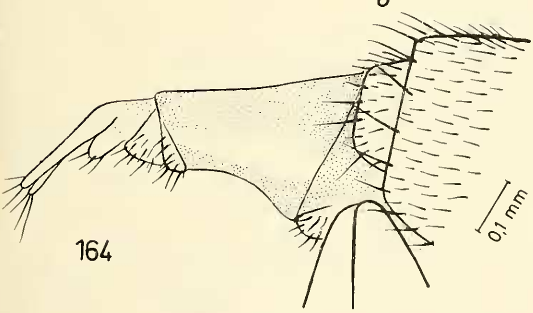
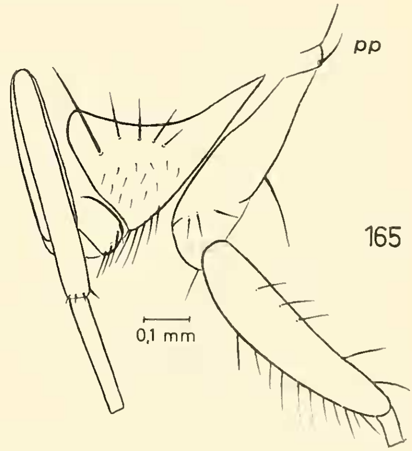


Abb. 163. *Protodinia electrica* n. sp. Holotypus. Flügel.



164



165

Abb. 164 und 165. *Protodinia electrica* n. sp. Holotypus, ♀. 164: Endsegmente des Abdomens; 165: Sternopleura und Vorderschenkel. Behaarung der Sternopleura nur schematisch eingezeichnet.

(Familie **Agromyzidae**)

In seiner Bearbeitung der paläarktischen Agromyzidae hat Hendel (1931) auch zusammengestellt, was über angebliche Agromyzidae bekannt geworden ist:

„Die ältesten als Agromyzidae beschriebenen Formen, die wahrscheinlich in diese Familie gehören, stammen aus dem Baltischen Bernstein (Unteres Oligozän). Es sind dies *Agromyza meunieri* Hend. 1923 = *minuta* Meunier (1904, Ann. Soc. Scient. Brux., XXIX, p. 90, Tafelfig. 1—3), wahrscheinlich eine *Dizygomyza*-Art und *Napomyza robusta* Meunier (1904, l. c., p. 12, Tafelfig. 6—7), deren Geäder *Napomyza*-ähnlich ist, aber von dem der rezenten Arten noch abweicht. Die *Agrom. aberrans* Meunier (1904, l. c., p. 91, Tafelfig. 4—5) ist keine Agromyzide in unserem Sinne und eher eine Chloropidae." Von der zuletzt genannten Art, „*Agrom. aberrans*" habe ich kein Exemplar in der Königsberger Bernsteinsammlung finden können. Es ist mir daher nicht mög-

lich, festzustellen, ob sie, wie HENDEL annimmt, wirklich zu den Chloropidae gehört. Eine Agromyzidae ist es, wie HENDEL richtig angibt, nach der Beschreibung und den Abbildungen MEUNIERS zu urteilen, sicher nicht.

Von den beiden anderen Arten sind die Typen erhalten. Danach gehört „*Napomyza robusta*" zu den Sciadoceridae (siehe HENNIG 1964) und „*Agromyza minuta*" (= *meunieri* HENDEL) zu den Clusiidae (siehe S. 138). Keine der aus dem Bernstein beschriebenen „Agromyzidae" gehört also wirklich in diese Familie. Damit wird wieder die alte Feststellung LOEWS gültig, der (1861) die „Agromyzidae und Phytomyzidae" unter den Familien aufführte, von denen er „völlig gewiß" war, sie im Bernstein nicht beobachtet zu haben.

Wie HANDLIRSCHS (1921, p. 269) Angabe „etwa 10 Arten aus dem Baltischen Bernstein" zustande kommen konnte, ist nicht ganz durchsichtig. Seine „Agromyzinae" sind eine völlig heterogene Gruppe, in der echte Agromyzidae mit Asteiidae, Milichiidae, Ephydridae und Drosophilidae miteinander vermengt sind. Deshalb ist seinen Angaben keine Bedeutung beizumessen.

Von den jüngeren angeblichen Agromyzidae ist „*Eomyza holoptera* Cockerell (1924, Entomol. vol. 57, p. 300)" nach HENDEL „keine Agromyzide in unserem Sinne; es fehlen ihr die Vibrissen, die sc ist nicht sichtbar und die Schienen haben praeapikale Borsten".

„*Agromyza protogaea* Heer" aus dem unteren Miozän (HEER 1849, Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und Radoboj in Croatien I. Teil, p. 253—254, pl. XVII, Fig. 22) ist nach HENDEL unkenntlich beschrieben. Ebenso unsicher sind die den Agromyzidae zugeschriebenen Blattminen.

Bei der unbekannten, von GÖPPERT (1855, Tert. Flora Schößnitz, Taf. XXVI, Fig. 52) aus dem oberen Oligozän beschriebenen Mine spricht HENDEL von einer „angeblich Agromyziden-Blattmine". Auch zu der von HERING (HERING, M., 1930, Eine Agromyziden-Mine aus dem Tertiär, Deutsche Ent. Zeitschr., p. 63—64) aus dem oberen Miozän der Rauhen Alb (Randecker Maar) beschriebenen *Phytomyza lethe* Hering äußert sich HENDEL kritisch: „Ich bin nicht überzeugt, daß es sich um eine Agromyziden-Mine überhaupt, noch weniger aber, daß es sich gerade um eine der phyletisch jüngsten Gattung *Phytomyza* handelt."

Die von THÉOBALD (1937) aus dem Oligozän von Kleinkembs und Aix-en-Provence beschriebenen Arten (*Phytomyza vetusta*, *Agromyza incerta* und *A. serresi*) halte ich für undeutbar. Nach den Abbildungen kann man nicht entscheiden, zu welcher Familie sie gehören.

Man muß also feststellen, daß fossile Agromyzidae nicht mit Sicherheit, Agromyzidae aus dem Baltischen Bernstein aber mit Sicherheit nicht bekannt sind. Trotzdem darf man aus dem Nachweis einer Odiniide im Bernstein und aus dem, was wir durch die Bernsteinfunde über das Alter der Acalyptraten-Familien wissen, mit großer Sicherheit schließen, daß zur Bernsteinzeit auch die Familie Agromyzidae als selbständige Gruppe bereits existiert hat.

Familie **Acartophthalmidae** (?)

Die vier nachstehend unter dem Namen *Acartophthalmites tertiaria* beschriebenen Tiere gehören zu denjenigen Bernsteinfossilien, deren Beziehungen zu rezenten Gruppen sich besonders schwer feststellen lassen. Eine bestimmte Kombination von Merkmalen (vor allem das Fehlen von Costabruchstellen, das Vorhandensein wohl entwickelter, stark divergierender Postvertikalborsten; dazu das Fehlen dorsaler Praeapikalborsten an allen Schienen, die Ausbildung der „Vibrissen" und Peristomalborsten, die Form der Analzelle) erlaubt es im Grunde aber nur, 2 Familien als mögliche Verwandte anzusehen: die Periscelidae und die Acartophthalmidae. In allen Merkmalen, die eine Deutung zulassen, ist *Acartophthalmites* ursprünglicher als beide Familien. Rein formal lassen sich also die rezenten Vertreter sowohl der Periscelidae wie der Acartophthal-

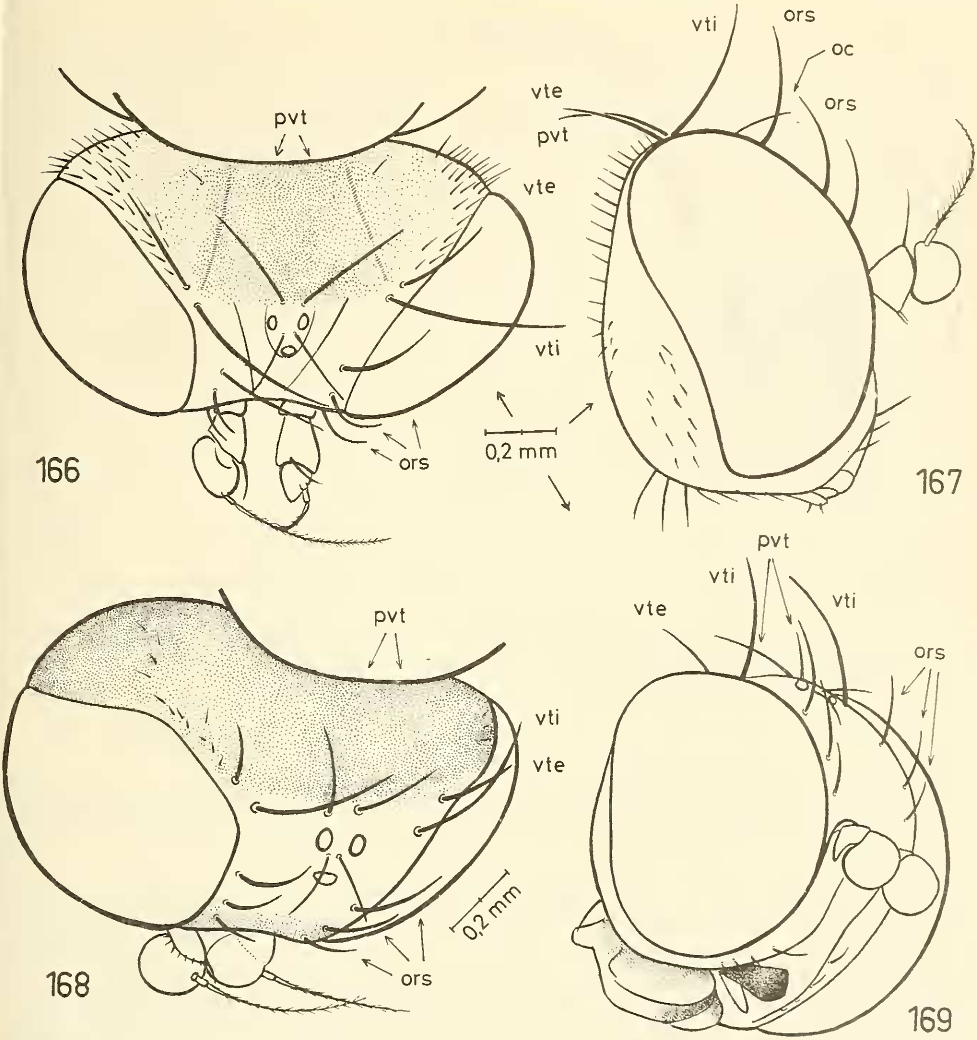


Abb. 166—169. *Acartophthalmites tertiaria* n. sp. 166 und 167: Kopf des Holotypus; 168 und 169: Kopf des Exemplares Nr. 1127 der coll. Scheele, Hamburg.

midae von ihr ableiten. *Acartophthalmites* ist also ein weiteres ausgezeichnetes Beispiel für die Unbestimmbarkeit von Fossilien mit relativ plesiomorphen Merkmalen. Die rezenten Periscelidae, eine kleine Gruppe von nicht mehr als etwa 15 beschriebenen Arten, sind durch eine Reihe von zweifellos abgeleiteten Merkmalen ausgezeichnet, die ich 1958 aufgezählt habe. Keines dieser Merkmale ist bei *Acartophthalmites* vorhanden. Das würde zwar ihre Zugehörigkeit zu den Periscelidae nicht ausschließen. Aber dagegen spricht die Fühlerbildung. Das 3. Fühlerglied ist bei den Perisceliden mehr oder weniger verlängert. Die Fühler sind etwas nach unten gerichtet (siehe Fig. 2130 bei Hendel 1937 und Textfig. 6 bei Duda 1934), und mit dieser Stellung hängt wahrscheinlich der Bau des 2. Fühlergliedes zusammen. Möglicherweise ist dieser Bau der Fühler kein autapomorphes Merkmal der Periscelidae, sondern Ausdruck ihrer Zugehörigkeit zu einem größeren Verwandtenkreis mit ähnlicher Fühlerbildung. Zu den Drosophiloidea, zu denen die Periscelidae früher gestellt wurden, gehören sie sicher nicht. Malloch (1932) war geneigt, sie als eine Subfamilie der Lauxaniidae (= Sapromyzidae)

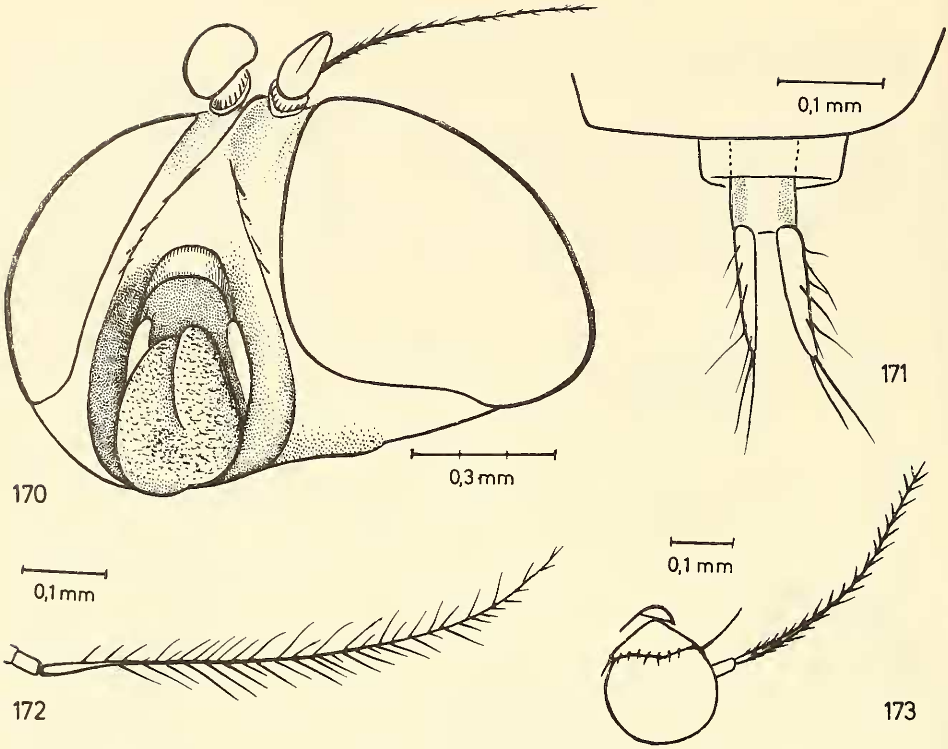


Abb. 170—173. *Acartophthalmites tertiaria* n. sp. 170: Kopf (von unten gesehen) des Exemplares Nr. 1127 der coll. SCHEELE, Hamburg; 171: Cerci des Holotypus; 172: Fühlerborste des Holotypus; 173: Fühler des Exemplares Nr. 1127 der coll. SCHEELE, Hamburg.

anzusehen. Aber auch für die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den Lauxaniidae gibt es bisher keine wirklich stichhaltigen Gründe. Meiner Ansicht nach wäre es dringend nötig, die Möglichkeit zu prüfen, ob die Periscelidae nicht in den weiteren Verwandtenkreis der Anthomyzidae (siehe Anthomyzoidea, S. 153) gehören. Darauf könnten außer der Fühlerbildung auch manche Merkmale des Flügelgeäders hinweisen. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß in diesem Verwandtenkreis auch die Acartophthalmidae und Clusiidae gehören. Das würde die Tatsache verständlich machen, daß *Acartophthalmites* in mancher Hinsicht auch den Periscelidae ähnlich ist.

Was mich schließlich dazu bestimmt hat, engere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Acartophthalmites* und den rezenten Acartophthalmidae anzunehmen, ist vor allem die Bildung der Fühler und der Cerci. Der Fühler von *Acartophthalmites* (Abb. 173) könnte durchaus für den einer rezenten Art der Gattung *Acartophthalmus* gelten. Die Cerci (Abb. 171) sind voneinander getrennt und außergewöhnlich lang und schlank. Sie sind nicht eingezogen. Das ist bei allen mir vorliegenden Tieren der Fall. Die Übereinstimmung mit *Acartophthalmus* fällt sofort auf. Die Periscelidae scheinen ein ganz anders gebautes Legrohr zu besitzen.

Leider sind keine eindeutigen apomorphen Grundplanmerkmale der Acartophthalmidae bekannt. Ich habe (1958) zwar eine Reihe von abgeleiteten Merkmalen aufgezählt, aber diese kommen auch bei anderen Familien vor. Das Fehlen des 7. Abdominalstigmas und der Bau des männlichen Postabdomens lassen sich leider (ganz abgesehen davon, daß nur Weibchen vorliegen) bei den Bernsteinfossilien nicht feststellen.

In einigen Merkmalen weicht *Acartophthalmites* von der rezenten Gattung *Acartophthalmus* ab. Aber diese Unterschiede können nahe Verwandtschaft nicht ausschließen:

Die Augen sind offenbar nackt und viel höher als lang. Bei *Acartophthalmus* sind sie dagegen kurz behaart und rundlich. Die Backen sind daher viel breiter als bei *Acartophthalmites*. Diese gleicht in Form und Ausdehnung der Augen mehr gewissen Clusiidae. Aber erstens gibt es hierin auch bei den Clusiiden Unterschiede, und zweitens ist eine Verkleinerung der Augen und dadurch bedingte Verbreiterung der Backen eine Entwicklung, die sich auch in anderen Gruppen beobachten läßt (siehe z. B. Sepsidae, Sciomyzidae). In der Ausbildung der Vibrissen und Peristomalborsten stimmt ein mir vorliegendes Weibchen von *Acartophthalmus nigrinus* Zett. mit *Acartophthalmites* besser überein als es Czernys Abbildung (1928, Textfig. 5) von *A. bicolor* Old. vermuten läßt. In Zahl und Stellung der Kopfborsten stimmt *Acartophthalmites* mit *Acartophthalmus* überein. Nur die Postorbitalborsten sind bei der rezenten Gattung etwas weiter voneinander getrennt. Die flachen Fühlergruben sind bei beiden Gattungen ähnlich. Die Beborstung des Thorax stimmt im ganzen gesehen überein. Das gilt insbesondere für das Fehlen der Praesuturalborste (die aber z. B. auch bei den Periscelidae fehlt). Nach Czerny fehlen bei *Acartophthalmus* Praescutellarborsten (prsc). Bei dem mir vorliegenden Exemplar von *A. nigrinus* steht aber zwischen den hinteren dc ein einzelnes Paar von Börstchen, das sich zwar kaum von der ziemlich groben Grundbehaarung des Thorax unterscheidet, aber ohne Schwierigkeiten als prsc angesprochen werden kann. Dagegen fehlt anscheinend die Propleuralborste bei *Acartophthalmus* wirklich. Ihr Vorhandensein bei *Acartophthalmites* ist sicher ein ursprüngliches Merkmal. Dasselbe gilt für das Fehlen der proximalen Costabruchstelle. Im übrigen sind die Flügel der beiden Gattungen einander sehr ähnlich. Das gilt insbesondere für die weite Entfernung der Mündungen von r_{2+3} und r_{4+5}. Bei den Periscelidae ist dagegen r_{2+3} viel länger. Seine Mündung liegt nahe bei der Mündung von r_{4+5}.

Ein belangloses autapomorphes Merkmal von *Acartophthalmites* ist wahrscheinlich die Beborstung des Endabschnittes von r_1. Bei allen auch nur entfernt als Verwandte in Frage kommenden rezenten Gruppen ist r_1 nicht beborstet. Die Costa ist zwischen den Mündungen von r_{4+5} und m_1 nur schwach entwickelt. Bei den schlechter erhaltenen Exemplaren scheint sie hier ganz zu fehlen. Aber sie ist doch, wenn auch kurz hinter der Mündung von r_{4+5} sehr blaß, vorhanden. In dieser Hinsicht bestehen keine merklichen Unterschiede zwischen *Acartophthalmites* und *Acartophthalmus*. Dasselbe gilt für die Beborstung der Beine.

Unterschiede bestehen aber in der Körpergröße und Färbung. Die rezenten Arten der Gattung *Acartophthalmus* sind nur 2 mm lang und besitzen einen einfarbig dunklen Thorax. *Acartophthalmus* dagegen ist 4—4,5 mm lang und scheint eine Thoraxzeichnung zu besitzen, die an die Periscelidae und gewisse Clusiidae erinnert.

Aber die Unterschiede haben wahrscheinlich keine Bedeutung. Die Acartophthalmidae haben den deutlichen Charakter einer Reliktgruppe. Es sind bisher nur zwei Arten (aus Mittel- und Nordeuropa) bekannt. Sie wurden früher zu den Clusiidae (als Vertreter einer besonderen Unterfamilie) gestellt. Aber „es läßt sich nicht beweisen, daß *Acartophthalmus* mit den Clusiidae näher verwandt ist als mit anderen Familien der sogenannten Acalyptratae" (Hennig 1958). Möglicherweise besteht zwischen den Acartophthalmidae und den Clusiidae doch ein Schwestergruppenverhältnis. Wenn sich das bestätigen sollte, dann wäre durch den Nachweis der Clusiidae im Bernstein (siehe S. 133) ohnehin bewiesen, daß es zur Bernsteinzeit auch schon Acartophthalmidae gegeben haben muß. Dann wäre es auch durchaus wahrscheinlich, daß diese den rezenten Clusiidae ähnlicher gewesen sind (Symplesiomorphie!) als die rezenten Arten. Der Beschränkung der rezenten Acartophthalmidae auf Europa ist keine große Bedeutung beizumessen. Sie sind offenbar sehr selten und es ist leicht möglich, daß sie eines Tages auch in Ostasien oder in anderen tiergeographischen Regionen gefunden werden. Über ihre Lebensweise ist nichts bekannt. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß ihre Larven wie diejenigen der Clusiidae unter Baumrinde leben.

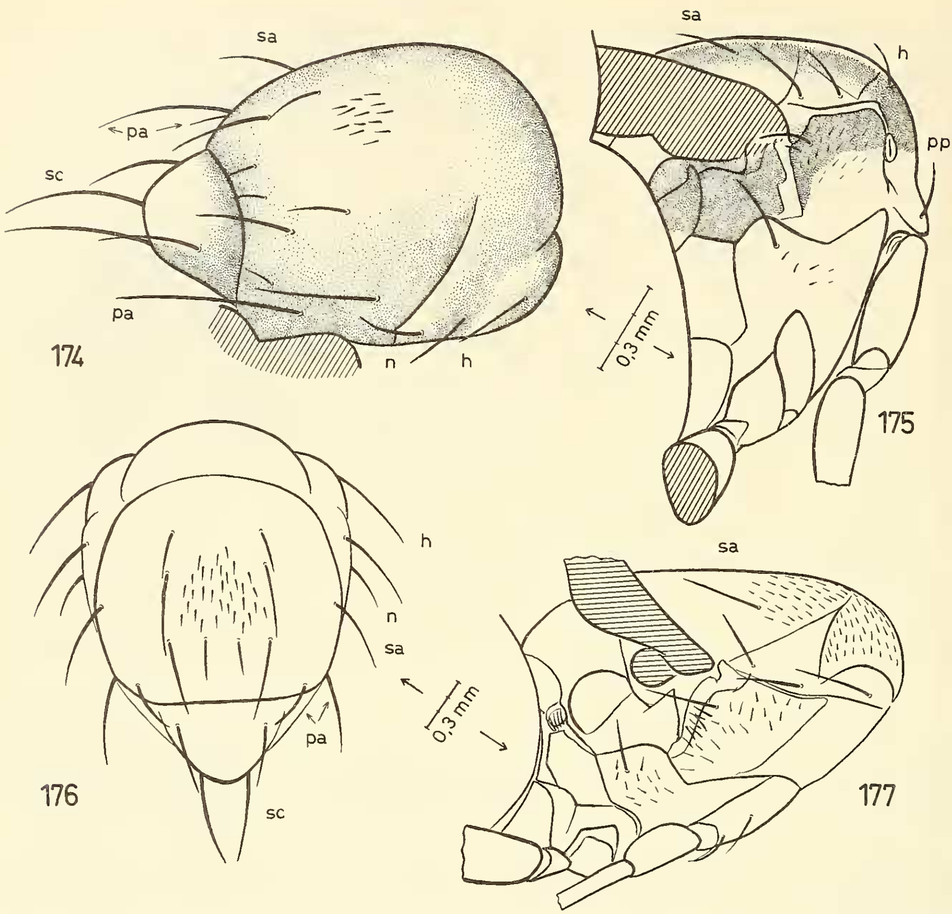


Abb. 174—177. *Acartophthalmites tertiaria* n. sp. 174 und 175: Thorax des Exemplares Nr. 1127 der coll. SCHEELE, Hamburg; 176 und 177: Thorax des Holotypus. In Abb. 176 (Dorsalansicht) ist die Form (Breite) des Thorax ohne Bedeutung. In Abb. 177 (Seitenansicht) ist die im Vergleich zum Hamburger Exemplar (siehe Abb. 175) scheinbar abweichende Stellung der Supraalarborste (sa) dadurch bedingt, daß der Thorax des Holotypus etwas verdrückt und auch mehr von schräg oben gezeichnet ist. Die an sich vorhandene Propleuralborste (pp) ist in der gezeichneten Stellung nicht sichtbar.

Gattung *Acartophthalmites* **novum genus**

Augen groß (Abb. 166—169), vertikal elliptisch. Ihr hinterer Unterrand ist etwas nach vorn gebogen, so daß der untere Hinterkopf verhältnismäßig breit erscheint. Der Unterschied zwischen dem oberen, abgeflachten und dem unteren vorgewölbten Teil des Hinterkopfes ist nicht so ausgeprägt wie bei den rezenten Arten. Wangen sehr schmal. Praefrons gleichmäßig gewölbt, ohne Sonderbildungen; im Profil aber weiter vorgewölbt als der ziemlich schmale, nach unten gebogene Clypeus. Unter den Fühlern sind nur sehr flache Vertiefungen vorhanden, die aber immerhin durch einen flachen Kiel voneinander getrennt sind. Kräftige divergierende pvt, oc, vte, vti und 3 ors sind vorhanden. Die pvt stehen mit den Wurzeln ziemlich dicht nebeneinander und nicht weit von den Ozellen entfernt: an, aber nicht unterhalb der abgerundeten Scheitelkante. Vte deutlich kürzer und schwächer als die vti. Die oberste ors ist etwas länger und kräftiger als die beiden vorderen. Am vorderen Backenrande sind etwa 4 einzelne Borsten

vorhanden, von denen die vorderste nur wenig länger und kräftiger ist als die übrigen. 3. Fühlerglied rundlich. Die Fühlerborste ist behaart, aber nicht gefiedert. Die Länge der Behaarung ist bei den vorliegenden Exemplaren etwas verschieden (siehe unten die Beschreibung von *tertiaria*). Das 2. Glied der Fühlerborste ist kurz.

Thorax (Abb. 174—177) mit 1 h, 2 n, 1 sa, 2 pa, 2 oder 3 dc (siehe unten die Beschreibung von *tertiaria*) hinter der Quernaht, 1 prsc, 2 (Paar) sc, 1 Propleuralborste, 1 kräftigen Mesopleuralborste und 1 kräftigen Sternopleuralborste. Außerdem sind Meso- und Sternopleura behaart. Prosternum nackt (wie bei den rezenten Arten).

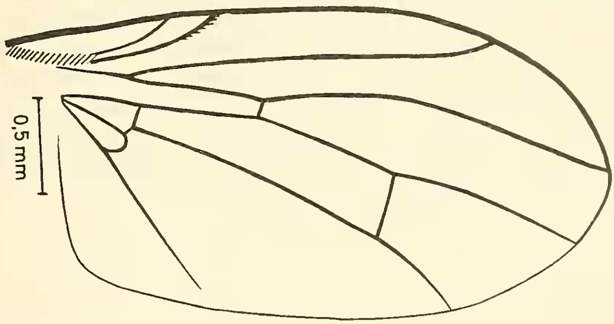


Abb. 178. *Acartophthalmites tertiaria* n. sp. Holotypus. Flügel. Die Form des Flügels ist sicher nicht ganz korrekt gezeichnet, da der Flügel nicht eben liegt und der Hinterrand nicht erkennbar ist. Es ist auch nicht ganz sicher, ob die Analader wirklich vor dem Hinterrande des Flügels endet.

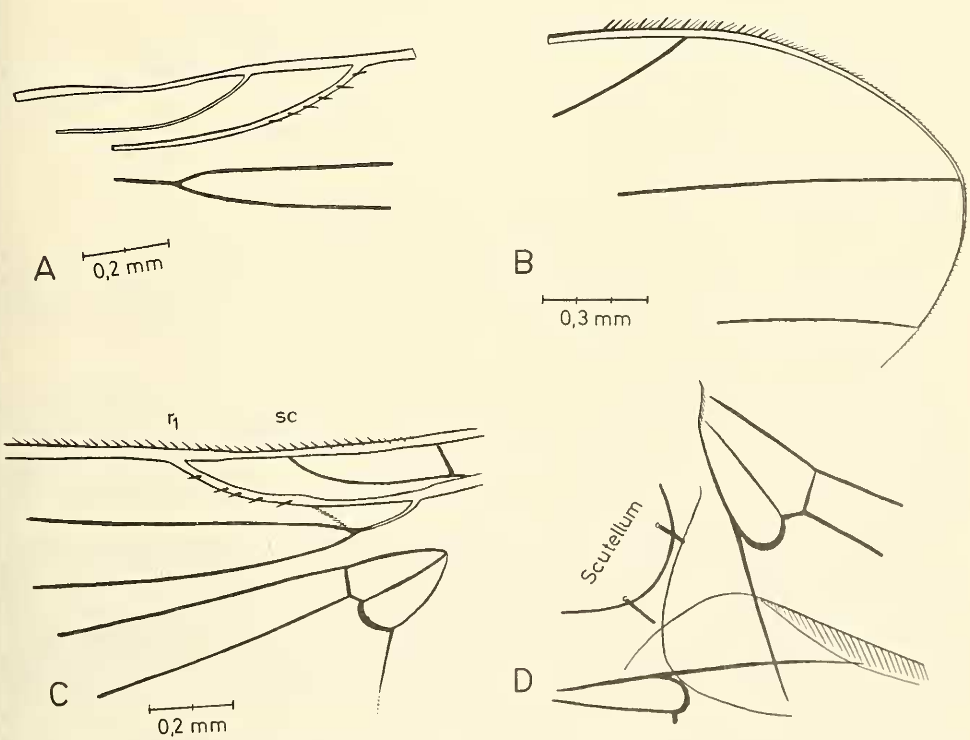


Abb. 179. *Acartophthalmites tertiaria* n. sp. Ausschnitte aus dem Flügelgeäder. A: Holotypus. Vorderrand des Flügels im Bereiche der Mündungen von sc und r_1. B: Holotypus, Flügelspitze. C: Flügelbasis des Exemplares Nr. 1127 der coll. SCHEELE, Hamburg. D: Holotypus. Vordere Basal- und Analzelle.

Flügel (Abb. 178, 179) ohne Costabruchstellen. Subcosta bis zur Mündung gleichmäßig entwickelt. Ihre Mündung liegt ziemlich weit von der Mündung von r_1 entfernt. Endabschnitt von r_1 beborstet. Die Mündung von r_{2+3} liegt von der Mündung von r_{4+5} ebenso weit entfernt wie bei den rezenten Arten. Die kräftigen Randdörnchen der Costa reichen nicht weit über die Mündung von r_{2+3} hinaus. Die Flügelspitze ist leider nicht bei allen Exemplaren deutlich zu erkennen. Sicher ist aber, daß die Costa nur wenig über die Mündung von r_{4+5} hinaus wirklich kräftig entwickelt ist. Kurz hinter der Mündung dieser Längsader wird sie merklich schwächer. Die tp liegt verhältnismäßig weit vom Flügelrande entfernt; sie ist kürzer als der Endabschnitt von m_4. Die Analzelle ist überall deutlich, am Ende bauchig begrenzt: cu_{1b} rückläufig. Die Analader (cu_{1b} + 1a) ist ziemlich lang; sie scheint aber den Flügelrand nicht ganz zu erreichen. Leider ist das bei keinem der 3 vorliegenden Tiere mit völliger Sicherheit zu erkennen.

Beine ohne Besonderheiten. Dorsale Praeapikalborsten sind an keiner Schiene vorhanden. Mittelschiene mit kräftigem ventralen Endsporn. Am Ende des Legrohres sind beim Holotypus 2 lange und schlanke Cerci zu erkennen (Abb. 171). Sie scheinen ähnlich ausgebildet zu sein wie etwa bei der Gattung *Acartophthalmus*.

Species typica: Die nachstehend beschriebene Art.

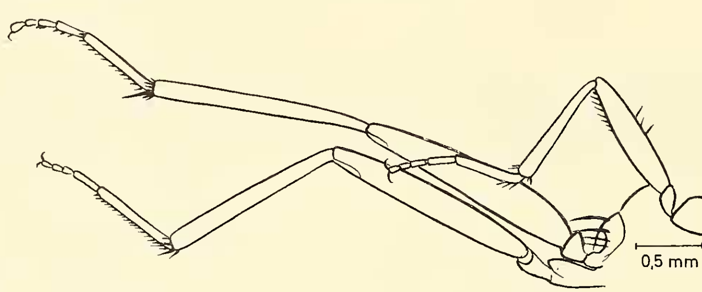


Abb. 180. *Acartophthalmites tertiaria* n. sp. Holotypus, ♀.
Beine der rechten Körperseite, von der Ventralseite gesehen.

Acartophthalmites tertiaria **nova spec.** (Abb. 166—180)

Holotypus: 1 ♀ Nr. D 65, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg, coll. Klebs.

Paratypus: 1 ? Nr. 1127, Geolog.-paläontolog. Institut Hamburg, coll. Scheele.

Paratypus: 1 ♀ Nr. „In. 22 210", Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.) London mit der Angabe: „Dr. H. Loew Coll., Purch'd F. A. B. Lord, July 1922 und in Loews Handschrift: „Acalypt.".

Paratypus: 1 ♀ ohne Nummer, Paläontolog. Institut der Universität Bonn.

Leider sind alle 4 Exemplare nicht einwandfrei erhalten. Der Holotypus ist stark verschmutzt, so daß namentlich die hintere Flügelbasis nur schwer zu erkennen ist. Bei dem Paratypus aus Hamburg sind das ganze Abdomen, der eine Flügel und die Spitze des anderen angeschliffen, so daß auch das Geschlecht nicht festgestellt werden kann. Der Paratypus aus London ist besonders auf der Oberseite durch weißliche Trübungen so stark verschleiert, daß nicht alle Merkmale erkennbar sind und auch bei dem Paratypus aus Bonn ist nicht alles erkennbar.

Gewisse Unterschiede lassen vermuten, daß die 4 Exemplare möglicherweise zu verschiedenen Arten gehören. Auf jeden Fall geht aber aus den erkennbaren übereinstimmenden Merkmalen hervor, daß die Arten, zu denen die 4 Exemplare gehören, wenn es sich wirklich um verschiedene Arten handelt, einander sehr nahe gestanden haben müssen. Da die Artfrage für die Frage der Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten ganz nebensächlich ist, ziehe ich es vor, alle 4 Exemplare unter demselben Artnamen zu beschreiben.

Die Behaarung der Fühlerborste ist beim Holotypus ein wenig länger (Abb. 172) als bei den Paratypen (Abb. 173). Beim Holotypus sind einwandfrei 3 Paar dc (Abb. 176, 177), bei den Paratypen aus Hamburg und Bonn ebenso einwandfrei nur 2 Paar

dc (Abb. 174, 175) vorhanden. Die obere pa ist beim Holotypus verhältnismäßig länger und kräftiger als bei dem Paratypus aus Hamburg. Leider läßt sich bei dem Paratypus aus London weder die Zahl der dc noch die Länge der pa feststellen. Bei dem Paratypus aus Hamburg ist auch eine Zeichnung des Thorax verhältnismäßig deutlich zu erkennen: Ein breiterer dunklerer Längsstreifen läuft von den Schulterbeulen über den oberen Teil der Pleuren (Abb. 175).

Vielleicht ist eine dunklere Längsstreifung auch auf dem Mesonotum vorhanden. Das ist aber nicht deutlich, da die Mitte des Mesonotums von einer feinen Luftschicht überzogen ist. Auf jeden Fall aber zieht sich von den Schulterbeulen über die Notopleura bis zur Flügelwurzel und zur Basis des Scutellums ein hellerer Längsstreifen. Auch das Schildchen ist ganz hell. Das kann aber daran liegen, daß das Abdomen abgeschliffen ist und das Lumen des Körpers nach außen offen liegt. Bei solchen Bernsteininklusen ist die Chitinwand des Körpers oft abgelöst und nur der hell erscheinende Abdruck erhalten. Beim Holotypus sind die Tarsen hell (heller als die Schienen); ihre Endglieder sind offenbar nicht verdunkelt.

Körperlänge: etwa 4—4,5 mm.

Familie **Clusiidae**

Loew (1861) hatte die „Heteroneuridae" (= Clusiidae) unter den Familien angeführt, die ihm im Bernstein „nicht repraesentiert" zu sein schienen. Auch Handlirsch (1921) führt sie dementsprechend in seiner Übersicht der fossilen Insekten nicht auf.

Die nachstehend beschriebene Art ist zuerst von Meunier (1905) unter dem Namen *Agromyza minuta* beschrieben worden. Hendel (1923) ersetzte den Artnamen durch *meunieri* Hendel, da der von Meunier gegebene Name bereits von Meigen für eine rezente Art verwendet worden war. Später äußerte Hendel (1931) auf Grund der Beschreibung die Vermutung, daß es sich wahrscheinlich um eine *Dizygomyza*-Art handele. Der mir vorliegende Holotypus gestattet dagegen die sichere Feststellung, daß die Art zu den Clusiidae gehört. Sie besitzt alle charakteristischen abgeleiteten Merkmale dieser Familie, insbesondere auch den dreieckig vorgezogenen Fortsatz auf der Außenseite des 2. Fühlergliedes.

Leider ist es nicht mit Sicherheit möglich, die zwischen der Bernsteinform und den rezenten Vertretern der Clusiidae bestehenden Verwandtschaftbeziehungen anzugeben. In einer früheren Arbeit (1938) habe ich in dieser Familie nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer nach innen geneigten Frontorbitalborste 2 Gattungsgruppen unterschieden. Frey (1960) übernahm diese Einteilung und führte für die beiden Gattungsgruppen die Unterfamiliennamen Clusiodinae und Clusiinae ein. Von dem einzigen zur Unterscheidung dieser beiden Gruppen verwendeten Merkmalspaar (nach innen geneigte Frontorbitalborste vorhanden oder fehlend) kann aber nur die eine Ausprägungsstufe abgeleitet sein und die Annahme begründen helfen, daß ihre Träger Glieder einer monophyletischen Gruppe sind. Die Träger der anderen Merkmalsausprägungsstufe müssen dagegen solange als paraphyletische Gruppe gelten, bis etwa auch für sie abgeleitete Merkmale nachgewiesen sind. Frey (1960) nimmt ohne weitere Begründung an, daß der Besitz einer nach innen geneigten Frontorbitalborste abgeleitet, ihr Fehlen ursprünglich sei, denn er spricht (p. 4) davon, daß er „diejenigen Clusiidae, welche ausschließlich ors (d. h. nach der Terminologie von Frey: ausschließlich nach hinten gerichtete Frontorbitalborsten) besitzen, zu einer eigenen, ursprünglichen Unterfamilie, den Clusiodinae, vereinigt" habe. Wenn seine Deutung richtig ist, dann spricht sie aber gerade für die Monophylie der Unterfamilie Clusiinae, die das abgeleitete Merkmal besitzen würde, während die Unterfamilie Clusiodinae auf Symplesiomorphie begründet wäre und deshalb bis auf weiteres als paraphyletisch gelten müßte.

Für die Deutung Freys könnte es sprechen, daß bei den Acartophthalmidae (2 Arten der Gattung *Acartophthalmus*), die möglicherweise in einem Schwestergruppenverhältnis zu den Clusiidae stehen, nur reklinate ors vorhanden sind. Andererseits ist aber

diese Familie in mancher Beziehung (z. B. im Bau des männlichen Postabdomens) stärker abgeleitet als die Clusiidae. Das könnte auch für die Ausbildung der Frontorbitalborsten zutreffen.

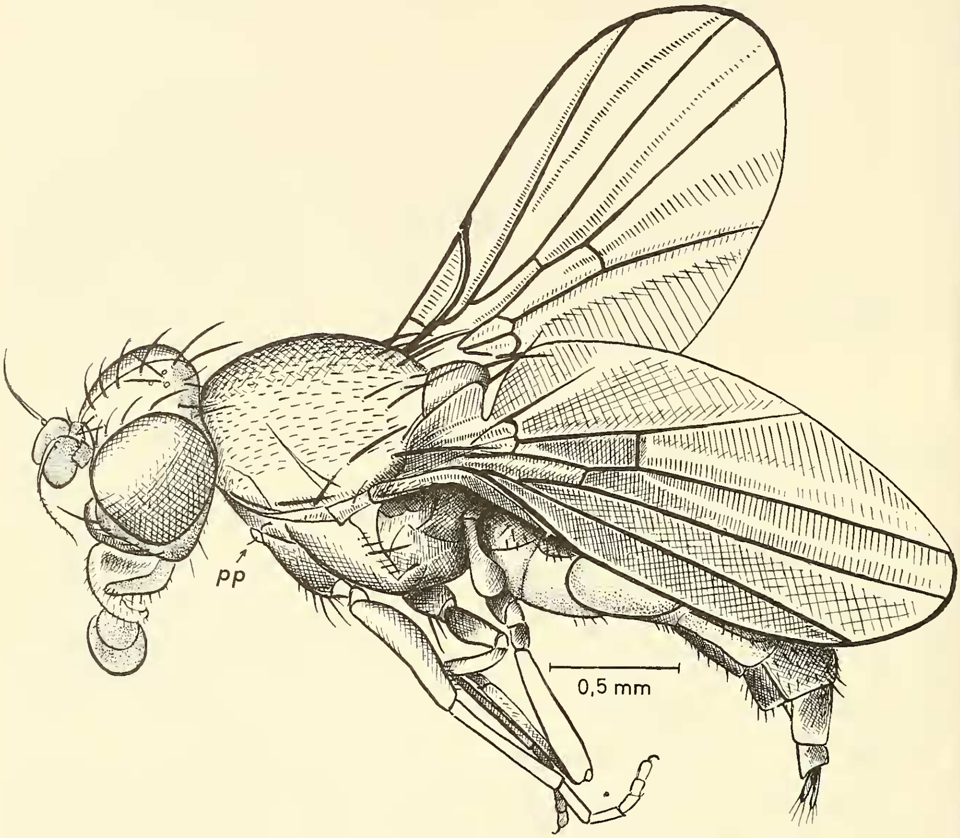
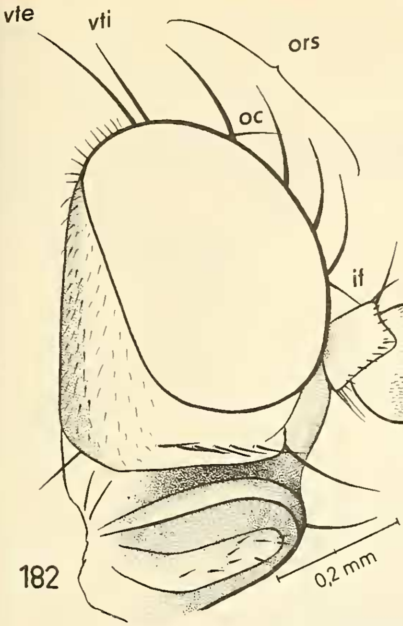


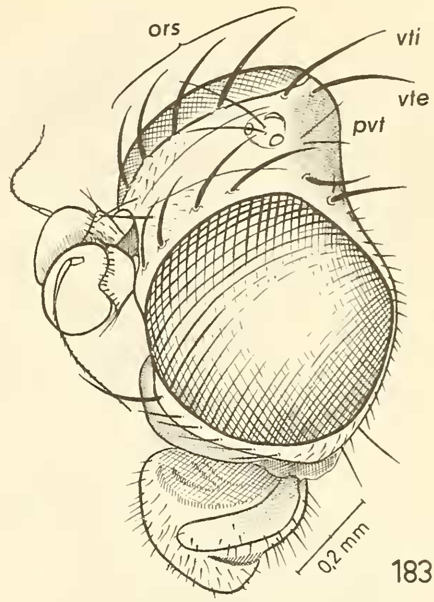
Abb. 181. *Electroclusiodes meunieri* (Hendel). Habitus. Exemplar Nr. Z 4412 der Bernsteinsammlung Königsberg.

Gegen FREYS Deutung könnte man anführen, daß bei mehreren anderen Familien, die mit den Clusiidae vielleicht nahe verwandt sind, nach innen geneigte vordere Frontorbitalborsten vorkommen. Möglicherweise gehört also eine nach innen geneigte Frontorbitalborste zum Grundplan einer größeren Familiengruppe, die auch die Clusiidae umfaßt. In diesem Falle wäre entgegen FREYS Deutung der Verlust der nach innen geneigten Frontorbitalborste das abgeleitete Merkmal, und die Clusiodinae hätten als die besser begründete monophyletische Gruppe zu gelten.

Diese Unsicherheiten machen eine genaue Deutung der im Bernstein gefundenen Art unmöglich. Wir haben hier also einen der Fälle, in denen ein Fossilfund für die Altersbestimmung von Tiergruppen nicht vollständig ausgenutzt werden kann, weil die rezente Gruppe, zu der er gehört, im Sinne der phylogenetischen Systematik zu ungenügend durchgearbeitet ist. Es wäre dringend notwendig, klar herauszuarbeiten, welche Merkmale zum Grundplan der Clusiidae gehören, und welche Weiterbildung sie bei den einzelnen monophyletischen Teilgruppen erfahren haben.



182



183

Abb. 182 und 183. *Electroclusiodes meunieri* (Hendel). Kopf (Exemplar Nr. Z 4412 der Bernsteinsammlung Königsberg).

Das Verbreitungsbild der Clusiidae läßt vermuten, daß diese keine ganz junge Gruppe sind, und die Erfahrungen, zu denen die Untersuchung anderer Acalyptraten-Familien aus dem Bernstein geführt hat, sprechen sehr dafür, daß auch bei den Clusiidae zur Bernsteinzeit bereits mehrere Teilgruppen existiert haben. Zu dieser Vermutung paßt es gut, daß bei den Bernsteinfossilien einige abgeleitete Merkmale vorhanden sind, die es unmöglich machen, von ihnen etwa alle rezenten Clusiidae „abzuleiten". Das sind: die Bruchstelle an der Mündung von sc, der geringe Abstand zwischen den beiden Queradern des Flügels (ta und tp) und die verhältnismäßig starke Reduktion der pvt. Diese Merkmale sind im Verein mit dem Vorhandensein ausschließlich reklinater ors charakteristisch für die Gattungsgruppe, der Frey den Namen Clusiodinae gegeben hat und möglicherweise sprechen sie eindeutiger als die Frontorbitalborsten, deren Deutung unsicher ist (siehe oben) dafür, daß wir in den Clusiodinae doch eine monophyletische Gruppe zu sehen haben, in die dann auch *Electroclusiodes* gehören dürfte.

Die Clusiodinae sind mit einigen 50 Arten (Gattungen *Clusiodes* mit mehreren Untergattungen; *Hendelia* mit mehreren Untergattungen; *Parahendelia; Xenoclusia* und *Allometopon* mit Untergattungen) durch die ganze holarktische Region und in den paläotropischen Regionen von den Seychellen bis Formosa, Samoa und Australien verbreitet. *Allometopon flavum* Lamb von den Seychellen ist auch die einzige rezente Clusiide, die mit *Electroclusiodes* darin übereinstimmt, daß 4 Paar ausschließlich reklinate ors vorhanden sind.

Im übrigen aber sind ursprüngliche und abgeleitete Merkmale über die Gattungen der „Clusiodinae" so verteilt, daß es nicht möglich ist, nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Electroclusiodes* und einer von ihnen anzugeben. *Allometopon* und *Xenoclusia* haben weiter voneinander entfernte Queradern (nur bei *A. perkinsi* aus Australien stehen diese nach D. K. McAlpine 1960 nahe beieinander): wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal, das es nicht zuläßt, diese Gattungen von *Electroclusiodes* „abzuleiten". Bei dieser stehen die Queradern nahe beieinander wie bei *Clusiodes*,

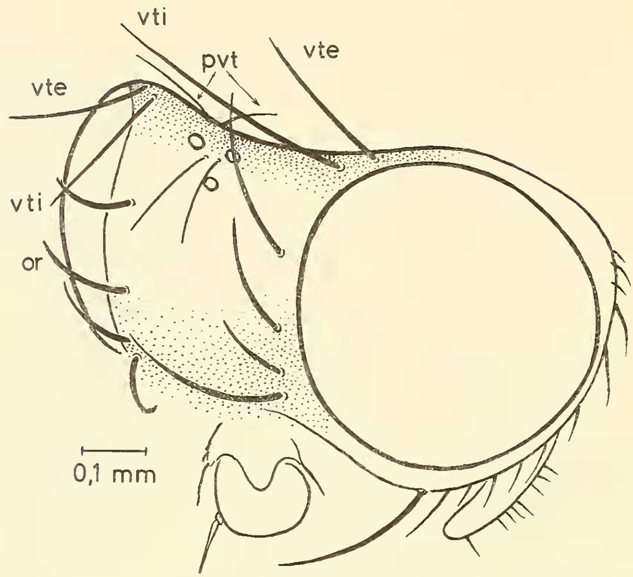


Abb. 184. *Electroclusiodes meunieri* (Hendel). Kopf des Exemplares aus dem Paläontologischen Institut Bonn.

Hendelia und *Parahendelia*. Mit diesen 3 Gattungen (und mit *Xenoclusia*) stimmt *Electroclusiodes* auch im Besitz dorsaler Praeapikalborsten auf den Schienen überein. Das ist aber wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal. Es ist nicht ausgeschlossen, daß *Electroclusiodes* mit der rezenten Gattung *Clusiodes* (21 Arten in der holarktischen, 6 Arten in der orientalischen Region, 4 in Australien), vielleicht auch mit der Gattungsgruppe *Clusiodes* — *Hendelia* — *Parahendelia* näher verwandt ist als mit *Allometopon* und *Xenoclusia*. Das würde bedeuten, daß zur Bernsteinzeit selbst die Clusiodinae in mehrere Teilgruppen aufgespalten waren. Mit Sicherheit läßt sich das jedoch zur Zeit nicht begründen. Vielleicht wird eine künftige genauere Durcharbeitung der Clusiidae nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik die Voraussetzungen für die Beantwortung auch dieser Frage schaffen.

Gattung *Electroclusiodes* **novum genus**

Die Gattung weicht von allen anderen bekannten Gattungen der Clusiidae dadurch ab, daß keine nach innen geneigte, aber 4 nach oben gebogene (reklinate) Frontorbitalborsten (ors) vorhanden sind. Nur die rezente Art *Allometopon flavum* Lamb von den Seychellen stimmt in dieser Hinsicht mit *Electroclusiodes* überein. Bei ihr sind aber die beiden Queradern des Flügels weit getrennt, und den Schienen fehlen die bei *Electroclusiodes* vorhandenen dorsalen Praeapikalborsten.

Kopf (Abb. 182—184) und Augen höher als lang. An Kopfborsten sind vorhanden: vte, vti, 4 reklinate ors, oc, verhältnismäßig kurze divergierende pvt, die hinter der Scheitelkante stehen, und 1 Paar Interfrontalborsten (if). Die if stehen etwa in der Mitte zwischen den Verbindungslinien der 3. und 4. ors. Jederseits 1 kräftige Vibrisse, hinter der 6 kürzere und schwächere Backenrandborsten stehen. Das 2. Fühlerglied hat, wie bei allen Clusiidae, in der Mitte der Außenseite eine zugespitzte Ausbuchtung. Das 3. Fühlerglied ist nierenförmig, breiter als lang; die Fühlerborste kurz behaart. Palpen etwas verbreitert, sichelförmig.

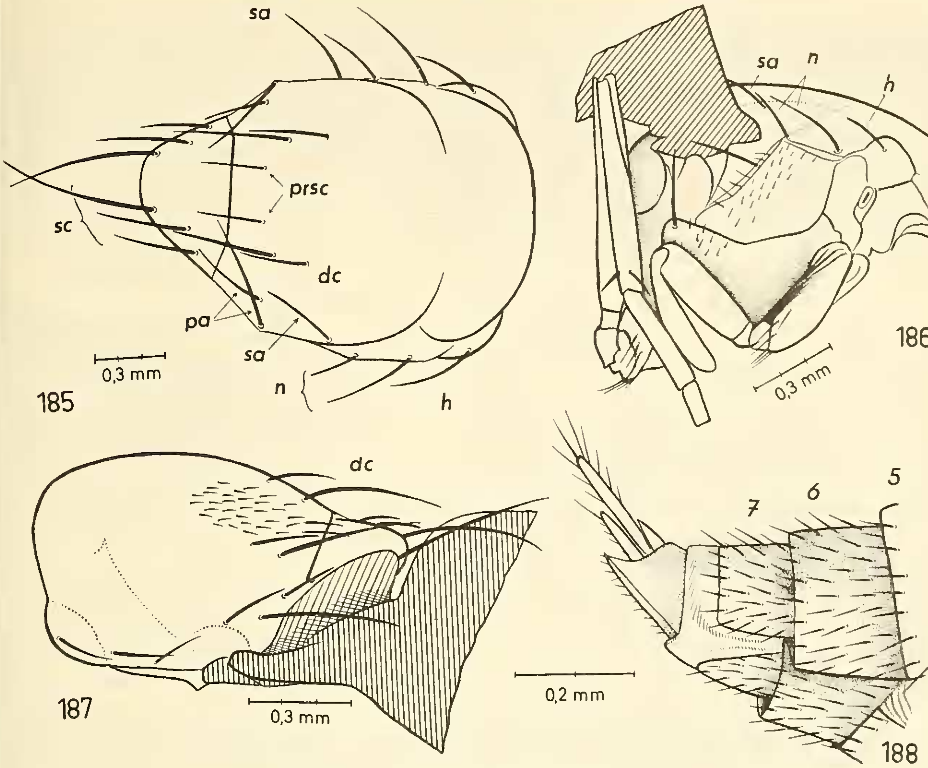


Abb. 185—188. *Electroclusiodes meunieri* (Hendel). Thorax und Abdomen. 185: Thorax (Dorsalansicht) des Exemplares Nr. 771 der coll. SCHEELE, Hamburg. 186: Thorax (Seitenansicht) des Exemplares Nr. Z 4412 der Bernsteinsammlung Königsberg. Die winzige Propleuralborste (siehe Abb. 181) ist auf dieser Körperseite nicht zu erkennen. 187: Thoraxrücken (Seitenansicht) des Exemplares Nr. Z 4412 der Bernsteinsammlung Königsberg. 188: Endsegmente des weiblichen Abdomens (Exemplar Nr. 22 210 des British Museum).

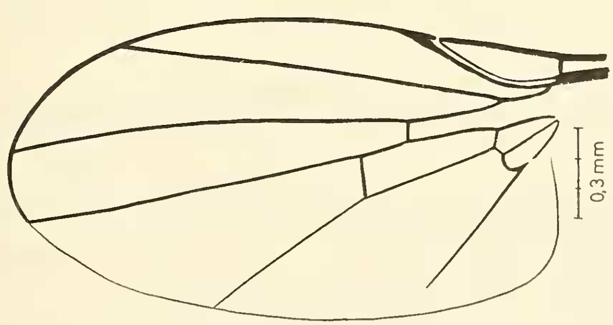


Abb. 189. *Electroclusiodes meunieri* (Hendel).
Flügel des Exemplares Nr. Z 4412 der Bernsteinsammlung Königsberg.

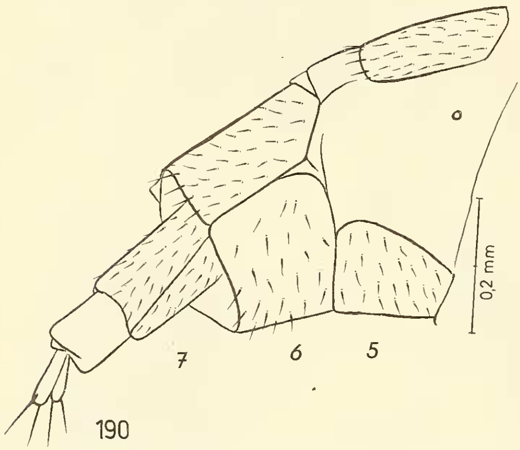
Thorax (Abb. 185—187) mit 1 h, 2 n, 2 dc (die vordere kürzer und schwächer als die hintere), 1 prsc, 1 sa, 2 pa (die hintere kürzer und schwächer als die vordere), 1 Paar lange und kräftige apikale sowie 2 Paar kürzere und schwächere laterale sc. Die Propleuralborste (pp) ist sehr kurz und schwach. Meso- und Sternopleura behaart, Pteropleura nackt. Mesopleura am Hinterrande mit einer langen und kräftigen Mesopleural-

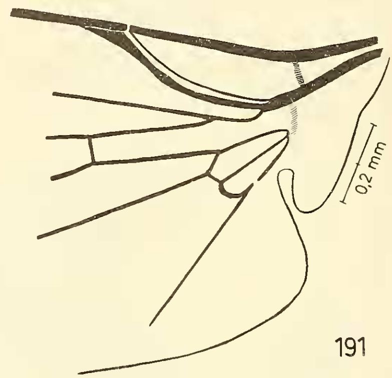
borste, die in einer Reihe viel kürzerer und schwächerer Hinterrandborsten steht. Sternopleura am hinteren Oberrande mit einer langen und kräftigen Sternopleuralborste.

Flügel (Abb. 189, 191) mit einer deutlichen Costabruchstelle an der Mündung von sc, die verhältnismäßig nahe an der Mündung von r_1 liegt. Costa bis zur Mündung von m_1 entwickelt. Der Abstand der beiden Queradern übertrifft nicht wesentlich die Länge der tp. Analzelle wie bei allen Clusiidae bauchig begrenzt: cu_{1b} rückläufig. Die Analader (cu_{1b} + 1a) erreicht den Flügelrand nicht.

Schienen mit deutlichen dorsalen Praeapikalborsten.

S p e c i e s t y p i c a : die nachstehende Art.





191

Abb. 190 und 191. *Electroclusiodes meunieri* (Hendel). Exemplar Nr. Z 4412 der Bernsteinsammlung Königsberg. 190: Endsegmente des weiblichen Abdomens; 191: Basalhälfte des Flügels.

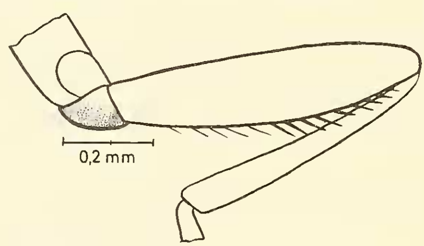


Abb. 192. *Electroclusiodes meunieri* (Hendel), ♀.
Rechtes Vorderbein von außen (Exemplar Nr. 22 211 des British Museum).

E l e c t r o c l u s i o d e s m e u n i e r i (Hendel) (Abb. 181—192)

1923 Hendel, Konowia 2, p. 145 *(Agromyza)*: nomen novum pro *Agromyza minuta* Meunier 1905 nec Meigen 1838.

1931 Hendel, Agromyzidae in Lindner, Flieg. pal. Reg. VI. 2, p. 14: „wahrscheinlich eine *Dizygomyza*-Art".

1964 Hennig, Stuttgart. Beitr. Naturkunde 127, p. 1: Clusiidae.

S y n o n y m :

minuta Meunier (1905, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 29, p. 90, Taf. XXIX, Fig. 13 (Kopf, Fühler, Flügel): *Agromyza;* nec *Agromyza minuta* Meigen 1838.

M a t e r i a l :

1 ♀ Nr. Z 4412, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg: Holotypus von *Agromyza minuta* Meunier.

1 ♀ Nr. 771, Geolog.-paläontolog. Institut der Universität Hamburg, coll. Scheele.

1 ♀ Nr. In 22 211, Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.), London. „Dr. H. Loew coll., purch'd. F. A. B. Lord, July 1922. Dazu ein Zettel in der Handschrift Loews: „Acalypt., Mein, v. Duisb. erh.".

? 1 ♀ ohne Nummer, Paläontolog. Institut der Univ. Bonn.

Der Holotypus und die beiden Exemplare aus Hamburg und London stimmen vollkommen miteinander überein und gehören sicher zur selben Art. Es ist aber nicht ganz sicher, ob das auch für das Exemplar aus Bonn gilt. Die meisten oben angegebenen Merkmale sind zwar auch bei ihm vorhanden. Die lateralen sc sind nicht zu erkennen. Vor allem aber ist die vorderste Frontorbitalborste nach innen geneigt (rechts mehr als links) (Abb. 184). Man könnte das als eine zufällige postmortale Veränderung ansehen. Aber die nach innen geneigte Frontorbitalborste ist deutlich länger als die zunächst über ihr stehende und diese ist die kürzeste in der ganzen Reihe der Frontorbitalborsten. Vielleicht gehört das Tier doch zu einer anderen Art.

Körperlänge: etwa 3 mm.

Familie **Heleomyzidae**

Die erste Meldung über das Vorkommen der Familie im Bernstein stammt von Loew. Er führt (1850) „*Helomyza*" unter den Gattungen an, die er „mit Sicherheit erkannt zu haben" glaubt. Später (1861) nennt er die Heleomyzidae als eine von den nur 3 Familien (außer den Heleomyzidae noch Micropezidae und Diopsidae), deren Vorkommen im Bernstein er für „gesichert" hielt. Handlirsch (1921, p. 268) gibt für die Heleomyzidae an: „8 Arten aus dem baltischen Bernsteine." Diese Angabe bezieht sich offenbar auf die von Loew erwähnte „Art" und die 7 später von Meunier beschriebenen Arten. Meunier (1904) hat über die Heleomyzidae des Baltischen Bernsteins eine eigene Arbeit veröffentlicht. Von den in dieser Arbeit beschriebenen 7 Arten gehört *Palaeoheteromyza crassicornis* zu den Sciomyzidae (siehe S. 96) und *Helomyza minuta* zu den Diastatidae (siehe S. 192). Von *Leria sapromyzoides* sind anscheinend keine Stücke erhalten. Die in der Bernsteinsammlung Königsberg jetzt noch vorhandenen, von Meunier (1904) beschriebenen Exemplare sind in einem besonderen Kästchen vereinigt, das einen Hinweis auf Meuniers Arbeit trägt. Weder hier noch an anderer Stelle ist die Art zu finden. Sie wird also leider ungedeutet bleiben müssen. Meuniers Angabe, daß sie keine Vibrissen besitzt, läßt vermuten, daß sie nicht zu den Heleomyzidae gehört. Auch von den übrigen Arten fehlen einige der von Meunier aufgezählten numerierten Stücke. Einige aber sind erhalten und gestatten die sichere Feststellung, daß diese Arten wirklich zu den Heleomyzidae gehören.

Leider gibt es keine moderne, unter den Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik geschriebene Monographie der Heleomyzidae, so daß den Bernsteinfossilien keine so genauen Aufschlüsse über das Alter bestimmter Teilgruppen dieser Familie abzugewinnen sind, wie es sonst wohl denkbar wäre. Selbst die Umgrenzung der Familie ist noch nicht völlig geklärt (siehe Hennig 1958). Die Unsicherheit bezieht sich aber nur auf die Zugehörigkeit oder Nichtzugehörigkeit einzelner Gattungen. Die Hauptmasse der heute zu den Heleomyzidae gestellten Arten bildet sicherlich eine monophyletische Gruppe, zu der auch die Bernsteinfossilien gehören.

Meist werden, abgesehen von den Chyromyidae, die im folgenden für sich behandelt werden (S. 154) 3 Unterfamilien unterschieden: Heleomyzinae, Suilliinae und Trixoscelidinae (= Trichoscelinae). Die etwas problematischen Trixoscelidinae, die auch als eigene Familie angesehen werden, brauchen uns hier nicht zu beschäftigen, da keine der Bernsteinformen mit dieser Gruppe bzw. mit den Gattungen, die zu ihr gestellt werden, näher verwandt sein kann.

1. Die Unterfamilie Suilliinae (wohl 80—100 rezente Arten) kann wohl sicher als monophyletische Teilgruppe der Heleomyzidae angesehen werden. Zur Begründung dieser Annahme können die folgenden apomorphen Grundplanmerkmale angegeben werden:

Ablösung der Scheitelplatten vom Augenrande.

Verkürzung der Analader (cu_{1b} + 1a), die den Flügelrand nicht erreicht.

Fehlen der Propleuralborste.

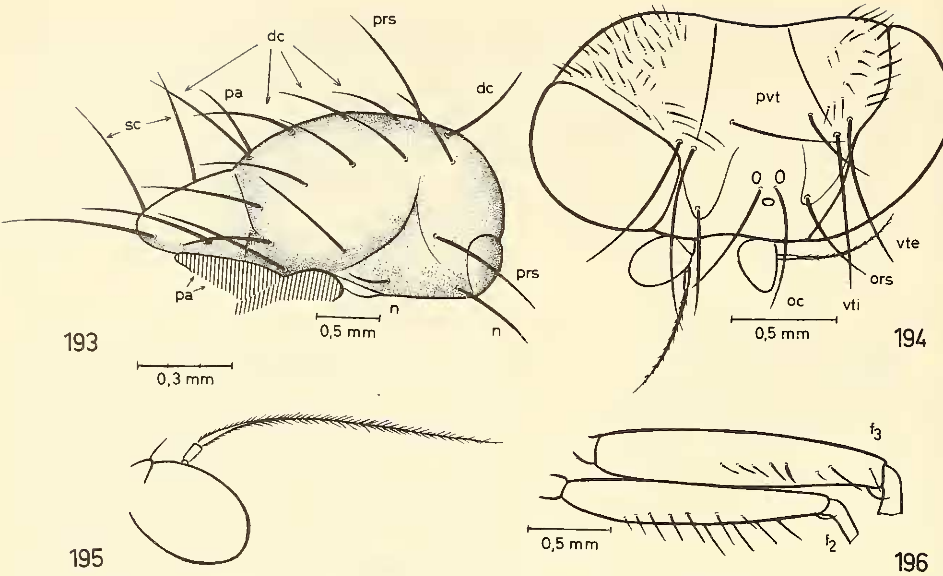


Abb. 193—196. *„Suillia" major* Meunier. 193: Thoraxrücken von der Seite (Lectotypus); 194: Stirnansicht des Kopfes (Lectotypus); 195: 3. Fühlerglied und Fühlerborste (Lectotypus); 196: Mittel- und Hinterschenkel (♀, Exemplar aus Kopenhagen).

Vorhandensein von nur einer Frontorbitalborste.

Zu dieser Unterfamilie sind ohne Zweifel 7 mir aus dem Baltischen Bernstein vorliegende Exemplare zu stellen, die mindestens 2 verschiedenen Arten angehören. Besonders interessant ist das Weibchen Nr. Z 596 der Bernsteinsammlung Königsberg, das nachstehend unter dem Namen *Protosuillia media* Meun. beschrieben ist. Dieses Exemplar weicht von allen anderen bekannten fossilen und rezenten Vertretern der Unterfamilie durch den Besitz von 2 Paar Frontorbitalborsten ab. Da zum Grundplan der Heleomyzidae sicherlich mindestens 2 Paar Frontorbitalborsten gehören, muß man annehmen, daß bei den Suilliinae 1 Paar reduziert worden ist. *Protosuillia media* wäre dann im Besitz von 2 Paar Frontorbitalborsten noch ursprünglicher als alle anderen bekannten Arten dieser Unterfamilie. Möglicherweise aber gilt das nur für das Weibchen. MEUNIER hat unter dem Namen *Helomyza media* neben diesem Weibchen auch ein Männchen beschrieben, das mir ebenfalls vorliegt. Es unterscheidet sich wesentlich vom Weibchen und hat auch nur 1 Paar Frontorbitalborsten. Da die auffälligsten Unterschiede (Stärke und Beborstung der Beine) sekundäre Geschlechtsmerkmale sind, wäre es möglich, daß auch der Unterschied in der Zahl der Frontorbitalborsten als Sexualdimorphismus zu erklären ist. Beantworten läßt sich diese Frage nicht.

Unbeantwortet bleiben muß vorläufig auch die Frage nach den genaueren Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Bernsteinfossilien und den rezenten Suilliinae. Außer *Suillia* werden heute in der Unterfamilie noch die Gattungen *Allophyla* und *Prosenus* unterschieden. *Allophyla* (2 holarktische Arten) unterscheidet sich von den beiden anderen Gattungen durch den Besitz einer Humeralborste (h). Das könnte ein ursprüngliches Merkmal sein. Wenn das zuträfe, dann müßte man annehmen, daß die Vorfahren von *Allophyla* zur Bernsteinzeit bereits von denen der übrigen Suilliinae (zu denen die Bernsteinfossilien gehören würden) getrennt waren. Man müßte dann aber auch annehmen, daß die Reduktion der Frontorbitalborsten mehrmals unabhängig erfolgt ist, denn *Allophyla* hat wie alle anderen rezenten Suilliinae nur 1 Paar ors. Die nearktische Gattung *Prosenus* hat nach CURRAN (1934) nur 1 dc. Sie könnte als autapomorphe Teil-

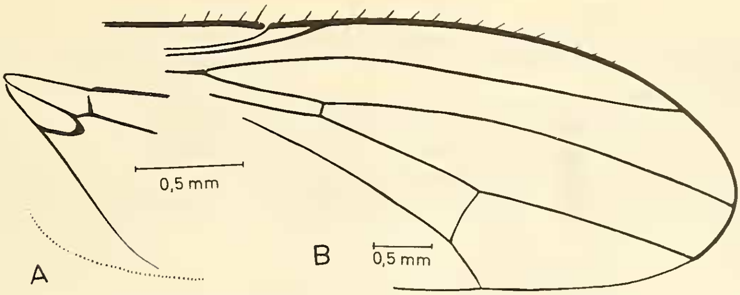


Abb. 197. „*Suillia*“ *major* Meunier. Lectotypus. Flügel. Teilfig. A: Region der vorderen Basal- und der Analzelle. Teilfig. B: Übriger Teil des Flügels. Keiner der beiden Flügel liegt so, daß er im ganzen gezeichnet werden konnte. Die beiden Teilfiguren haben verschiedene Maßstäbe.

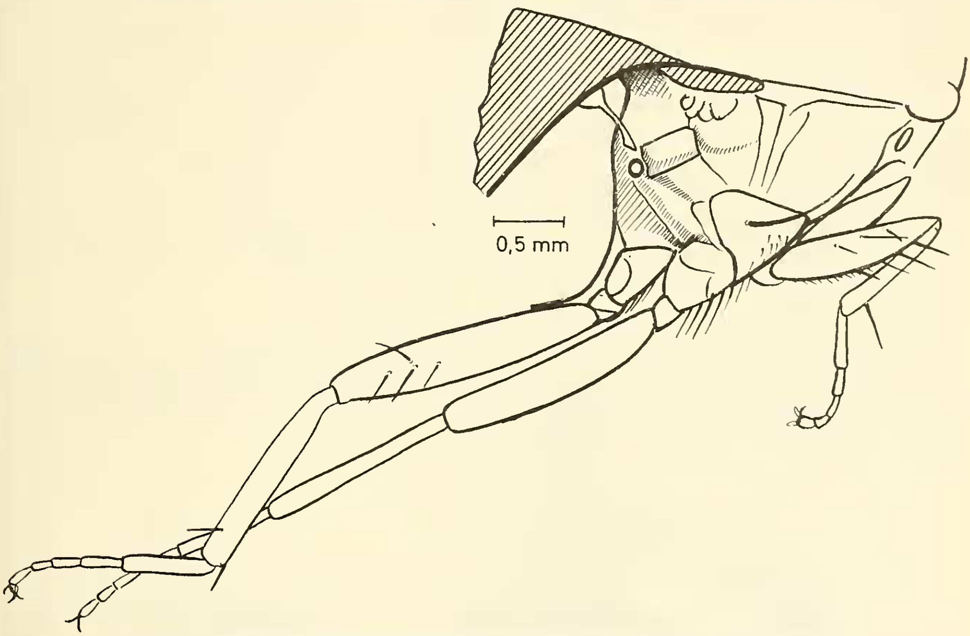


Abb. 198. „*Suillia*“ *major* Meunier. Lectotypus. Pleuren des Thorax und Beine.

gruppe von *Suillia* gedeutet werden, die nur im Widerspruch zu den tatsächlichen Verwandtschaftsbeziehungen von dieser Gattung getrennt wird. Die Gattung *Suillia* selbst ist hauptsächlich in der holarktischen Region (in Nordamerika südwärts bis Mexiko), aber auch in der orientalischen und aethiopischen Region verbreitet. Die zwischen ihren Arten bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen sind bis jetzt ganz undurchsichtig. Es läßt sich daher nicht entscheiden, ob die Bernsteinfossilien in die Stammgruppe der Suilliinae gehören oder ob sie mit bestimmten rezenten Arten oder Artengruppen näher verwandt sind. Über die Tatsache hinaus, daß die monophyletische Gruppe Suilliinae bereits zur Bernsteinzeit, und zwar wahrscheinlich mit mehreren Arten, bereits existierte, läßt sich aus den Fossilfunden daher bis jetzt nichts ableiten.

In der Literatur wird oft angegeben, daß die Larven aller *Suillia*-Arten in Pilzen leben. Das ist insofern nicht ganz richtig, als die Larven von *Suillia lurida* Meigen in Südeuropa als Schädlinge des Knoblauchs bekannt geworden sind. Immerhin darf mit einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die Larven der Bernsteinformen in Pilzen gelebt haben.

„*Suillia*" *major* (Meunier) (Abb. 193—199)

1904 Meunier, Feuille Naturalistes 35, p. 22, Fig. 1 (Hintertarsus): *Helomyza.*

Material:

1 ♀ Nr. Z 4917, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg: Lectotypus.
1 ♀ Nr. Z 1365, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.
1 ♀ Nr. S/3, Paläontologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin.
1 ♀ „Klaskov Andersen 1-2-59", Zoolog. Museum Kopenhagen.

Meunier hat von dieser Art 2 Exemplare aufgezählt, von denen das eine (Nr. 78 aus der coll. Klebs) nicht aufzufinden ist. Das andere Exemplar (Nr. Z 4917) wird damit automatisch zum Lectotypus.

Es ist keineswegs sicher, daß alle aufgezählten Exemplare zur gleichen Art gehören. Abgesehen von der Körpergröße kann ich aber keinerlei Unterschiede feststellen. Die Verschiedenheiten in der Körpergröße sind nicht unerheblich, gehen aber doch, soviel ich sehen kann, nicht über das Maß der individuellen Variation hinaus, das auch bei rezenten Arten zu beobachten ist. Das Exemplar S/3 des paläontologischen Museums Berlin ist auf der ganzen Unterseite, einschließlich der Pleuren des Thorax, des Abdomens und der Beine, von weißlichen Trübungen verhüllt. Von dem Exemplar des Museums Kopenhagen ist nur die eine Körperseite erhalten, und auch das Exemplar Z 1365 der Bernsteinsammlung Königsberg ist durch luftgefüllte Spalten im Bernstein teilweise verdeckt. Es hätte unter diesen Umständen wenig Sinn, nach winzigen Unterschieden zu suchen, die auf Artverschiedenheiten hindeuten könnten. Immerhin besteht die Möglichkeit, daß das eine oder andere der oben angeführten Weibchen zu den unter *Protosuillia media* aufgezählten Männchen gehört. Dann müßte man allerdings annehmen, daß das wirkliche Männchen von *Protosuillia media* bisher nicht bekannt ist.

Kopf (Abb. 194) einschließlich Beborstung wie bei den rezenten Arten der Gattung *Suillia.* Fühlerborste kurz pubeszent (wie bei *Suillia humilis* Meig., nach der Textfig. 17 bei Czerny 1927).

Auch Beborstung des Thorax (Abb. 193) wie bei den rezenten Arten der Gattung *Suillia:* Propleural- und Humeralborste fehlt, ebenso die prsc. 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 1 + 4 dc und 2 (Paar) lange und kräftige sc vorhanden. Meso- und Pteropleura nackt, ebenso das Scutellum. Sternopleura mit einer langen und kräftigen Borste und feineren Härchen, die zum Teil schwer zu erkennen sind.

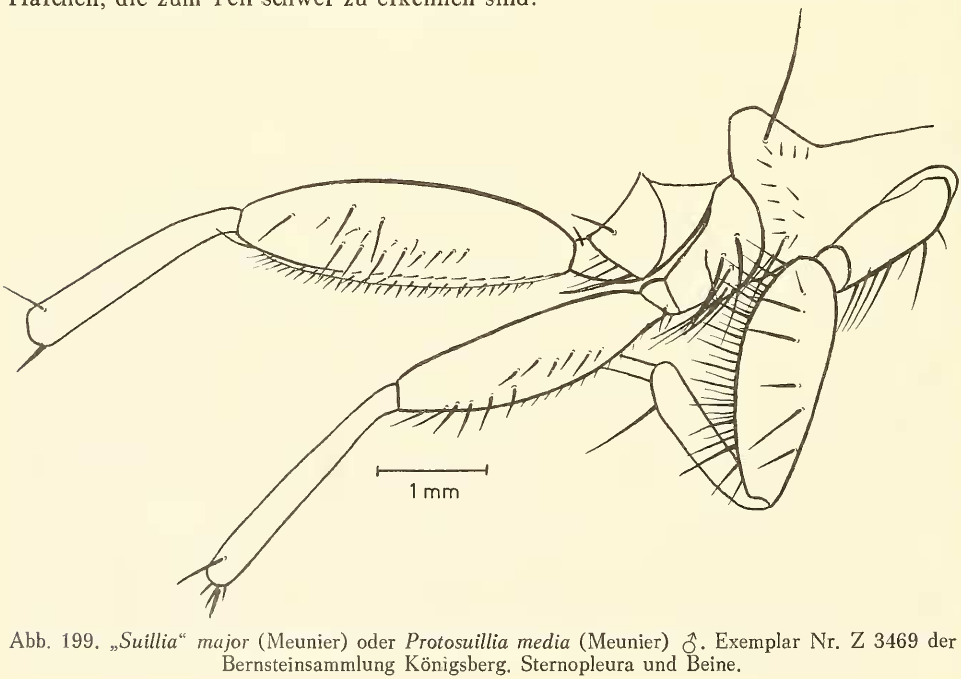


Abb. 199. „*Suillia*" *major* (Meunier) oder *Protosuillia media* (Meunier) ♂. Exemplar Nr. Z 3469 der Bernsteinsammlung Königsberg. Sternopleura und Beine.

Alle Schienen mit kräftigen dorsalen Praeapikalborsten (Abb. 198). f_1 (Abb. 198) mit einigen kräftigen Posterodorsal- und Posteroventralborsten. f_3 (Abb. 198) in der Distalhälfte mit 1 anterodorsalen Borste und mit 3 auf der Vorderseite stehenden kräftigen Borsten. Die Unterseite der f_2 ist beim Lectotypus nur im Spitzenteil zu erkennen. Es scheint danach aber sicher, daß er auf der Unterseite die gleiche Beborstung zeigt, die in Abb. 196 von einem anderen Exemplar (Museum Kopenhagen) dargestellt ist.

Es ist möglich, daß die bei *Protosuillia media* aufgeführten Männchen zu dieser Art gehören (siehe S. 144).

Gattung *Protosuillia* **novum genus**

Meunier (1904) hat unter dem Namen *Helomyza media* 3 Weibchen und 1 Männchen beschrieben. Von den 3 Weibchen ist leider nur ein Exemplar erhalten, das sich, wie schon oben festgestellt wurde, von allen rezenten und fossilen Suilliinae durch den Besitz von 2 Frontorbitalborsten (ors) unterscheidet. Auf die Bedeutung dieses Merkmals

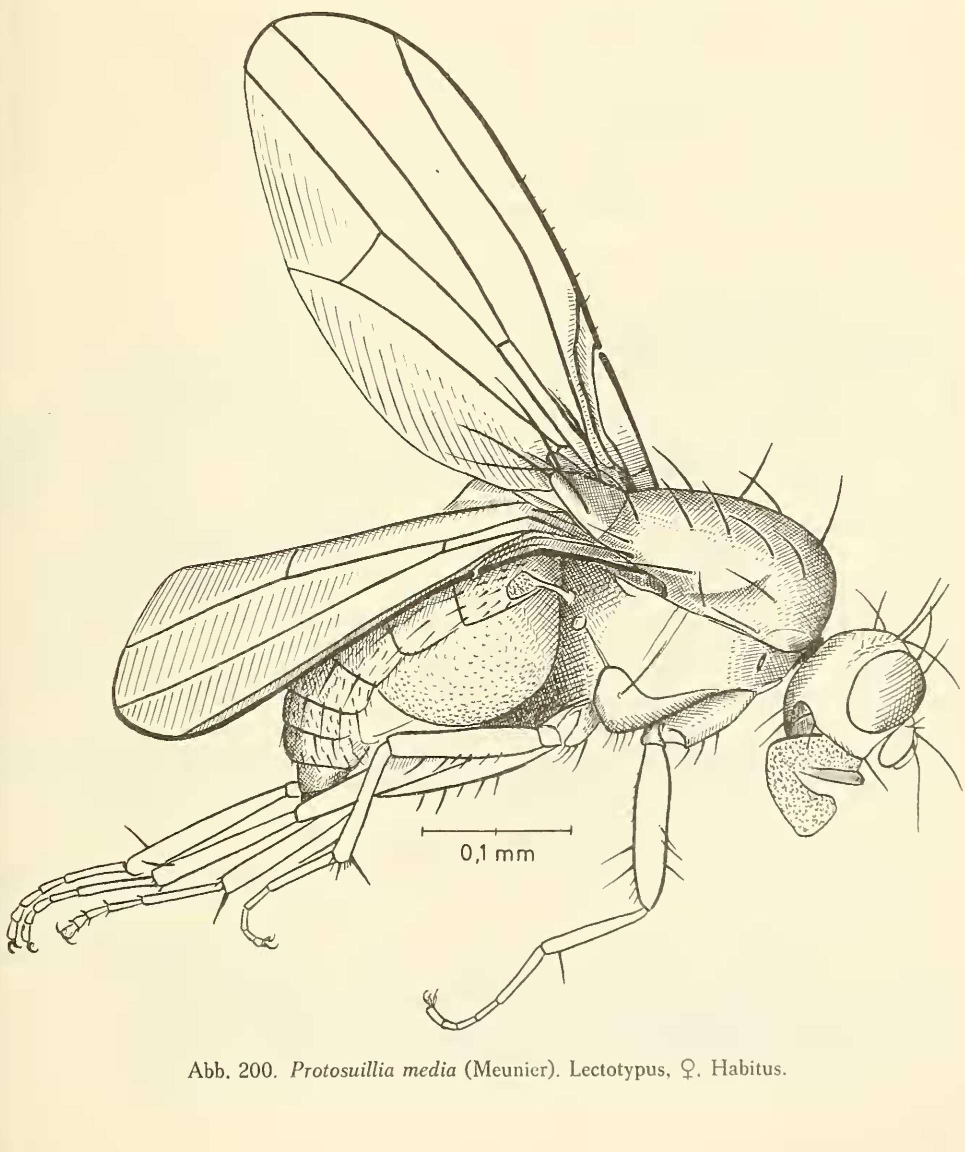
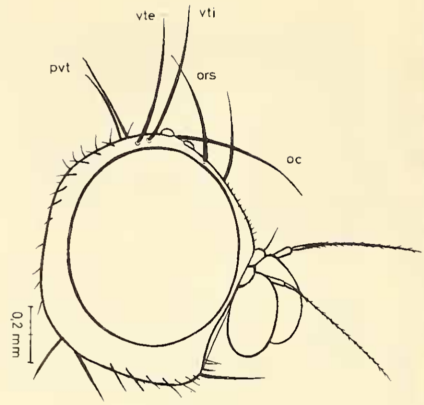


Abb. 200. *Protosuillia media* (Meunier). Lectotypus, ♀. Habitus.

Abb. 201. *Protosuillia media* (Meunier). Lectotypus, ♀. Kopfprofil.



wurde ebenfalls schon hingewiesen. Das Männchen, das MEUNIER zur gleichen Art gestellt hat, besitzt nur 1 ors. Es bleibt unsicher, ob die Geschlechter dieser Art so wie in der Ausbildung und Beborstung der Vorder- und Hinterschenkel auch in der Zahl der Frontorbitalborsten sexualdimorph waren oder ob das Männchen zu einer anderen Art (*„Suillia major?)* gehört. Jedenfalls kann als diagnostisches Merkmal für die Gattung *Protosuillia* bisher nur das Vorhandensein von 2 ors beim Weibchen angegeben werden.

Species typica: die nachstehend angeführte Art.

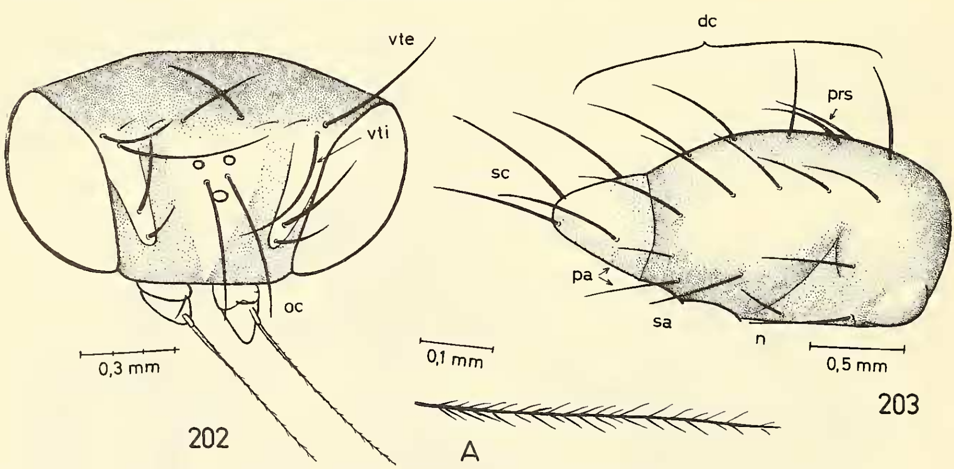


Abb. 202 und 203. *Protosuillia media* (Meunier). Lectotypus, ♀. 202: Stirnansicht des Kopfes; in Teilfig. A: Fühlerborste stärker vergrößert. 203: Thoraxrücken schräg von oben.

Protosuillia media (Meunier) (Abb. 200—204)

1904 MEUNIER, Feuille Naturalistes 35, p. 24, Fig. 2, 3 (Hintertarsus des ♀, Vordertarsenglieder des ♂): *Helomyza.*

Material: ♀:

1 ♀ Nr. 596, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg: Lectotypus. Die beiden anderen von MEUNIER erwähnten ♀♀ (Nr. 646 und Nr. 8605) sind nicht aufzufinden.

♂♂ (dieselbe Art ? oder *„Suillia" major?*):

1 ♂ Nr. Z 3469, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.
1 ♂ Nr. 1015, Geolog.-paläontolog. Institut der Universität Hamburg, col. SCHEELE.
1 ♂ Nr. Ar 1299/5. Geolog.-paläontologisches Institut der Universität Tübingen.

Beim Weibchen kann ich, abgesehen vom Vorhandensein von 2 ors, keine sicheren Unterschiede von *Suillia major* feststellen. Die Körpergröße ist zwar geringer als beim Lectotypus von *S. major*, unterscheidet sich aber nicht von anderen unter *major* angeführten Individuen.

Die 3 vorliegenden Männchen sind vor allem durch die lange und feine Behaarung auf der Unterseite der f_1 ausgezeichnet. Außerdem sind alle Schenkel, besonders die f_1 und f_3, stark verdickt. Die dorsale Praeapikalborste der t_1 ist länger und feiner als bei allen mir vorliegenden Weibchen *(media* und *major).* Die übrigen Unterschiede in der Beborstung der Beine gehen aus den Abbildungen hervor. Zweifellos handelt es sich bei allen diesen Unterschieden um sekundäre Geschlechtsmerkmale.

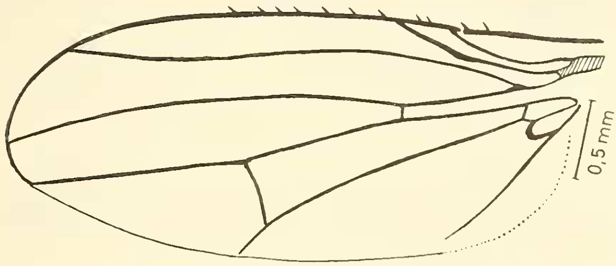


Abb. 204. *Protosuillia media* (Meunier). Lectotypus, ♀. Flügel.

Die Möglichkeit, daß es sich bei allen aus dem Bernstein vorliegenden Suilliinae *(major* und *media)* um ein und dieselbe Art handelt, und daß die 2 ors des Lectotypus (♀) von *media* eine individuelle Variante oder Anomalie darstellen, kann vielleicht nicht mit völliger Sicherheit ausgeschlossen werden. Andererseits ist es aber auch möglich, daß alle oben unter *media* angeführten Männchen die Männchen zu den unter *major* angeführten Weibchen sind. Das Männchen aus Hamburg (Nr. 1015) ist nicht viel kleiner (8 mm gegen 8,8 mm vom Vorderrand des Kopfes bis zur Flügelspitze gemessen) als der Lectotypus von *major*. Es ist höchst bedauerlich, daß die von MEUNIER angeführten anderen Weibchen von *„media“* nicht erhalten sind.

2. Die Unterfamilie Heleomyzinae ist ausschließlich durch plesiomorphe Merkmale ausgezeichnet. In ihr scheinen alle Heleomyzidae zusammengefaßt zu sein, denen die apomorphen Merkmale der Suilliinae (und Trixoscelidinae) noch fehlen. Es ist daher möglich, daß es sich um eine paraphyletische Gruppe handelt. Die Tatsache, daß im Bernstein auch Formen mit den diagnostischen Merkmalen der rezenten Heleomyzinae gefunden wurden, will daher wenig besagen: Nach der Auffindung von Suilliinae konnte mit Sicherheit vorausgesagt werden, daß es zur Bernsteinzeit auch Formen mit ursprünglicheren Merkmalen (d. h. mit den Merkmalen der „Heleomyzinae“) gegeben haben muß, da es auch heute noch solche gibt. Beim gegenwärtigen Stande der systematischen Durcharbeitung ist es leider unmöglich, Genaueres über die Beziehungen der im Bernstein gefundenen Arten zu den rezenten Gattungen zu sagen.

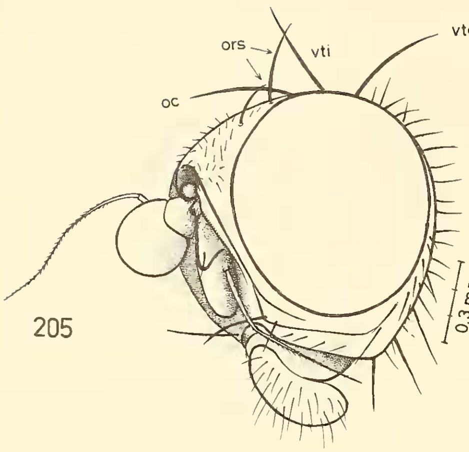
„Heteromyza“ dubia Meunier (Abb. 205—210)

1904 MEUNIER, Feuille Naturalistes 35, p. 25, Fig. 9: Kopf.

Material:

1 ♂ Nr. Z 1683, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg: Holotypus.

1 ♂ Nr. In 22 205, Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.), London: „Dr. H. LOEW Coll. Purch'd. F. A. B. Lord July 1922“ mit einem Zettel, der in LOEWS Handschrift die Angabe *„Helomyza“* trägt. Außerdem enthält er, mit Bleistift geschrieben, die Angabe *„Anthomyia* Dr. STEIN“. Der Name STEIN ist undeutlich geschrieben und kann auch anders lauten.



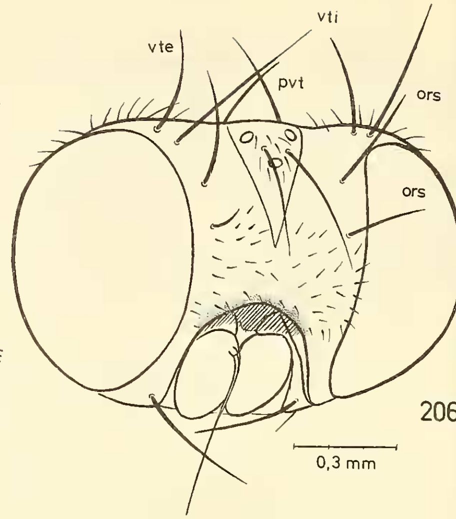


Abb. 205 und 206. *„Heteromyza“ dubia* Meunier. Holotypus, ♂. Kopf. Die Mundregion ist verdrückt und verschleiert und daher wahrscheinlich nicht ganz korrekt dargestellt.

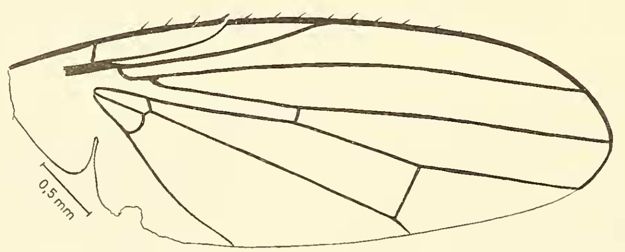


Abb. 207. *„Heteromyza“ dubia* Meunier. ♀ Nr. In. 22 205 des British Museum. Rechter Flügel. Costabruchstelle und Costaldörnchen nach dem im übrigen schlechter erhaltenen linken Flügel ergänzt. Wie weit die Costaldörnchen in Richtung zur Flügelspitze reichen, ist nicht ganz klar. Hintere Hälfte des distalen Flügelabschnittes nach unten gewölbt.

Meunier hat den Holotypus als Weibchen beschrieben. Es ist aber völlig klar zu erkennen, daß es sich um ein Männchen handelt. Das Exemplar aus dem British Museum stimmt in allen erkennbaren Merkmalen mit dem Holotypus überein. Darüber, daß beide Exemplare zur gleichen Art gehören, dürfte kein Zweifel bestehen. Außerdem gehören zu dieser Art vielleicht noch 2 Exemplare aus dem Museum Brüssel. Sie sind aber zu schlecht erhalten, um sicher gedeutet werden zu können. Das eine Exemplar ist sicher ein Weibchen, beim anderen ist das Geschlecht nicht zu erkennen.

Meunier hat die vorliegende Art unter dem Gattungsnamen *„Heteromyza“* beschrieben. Dagegen ist nichts einzuwenden, wenn man nur ihre diagnostischen Merkmale beachtet. Merkmale, die eine von *Heteromyza* verschiedene Gattung begründen könnten, sind nicht zu finden. Allerdings spielt bei der Unterscheidung der Gattungen der Heleomyzinae das Vorhandensein oder Fehlen von Borsten auf dem Prosternum eine Rolle. Dieses Merkmal ist beim Holotypus nicht mit Sicherheit festzustellen, weil der hintere Teil des Prosternums zwischen den Vorderhüften verborgen liegt. Immerhin ist so viel mit aller Deutlichkeit zu erkennen, daß das Prosternum nicht entlang den Rändern beborstet ist (wie z. B. in Textfig. 16 bei Czerny 1927), so daß also allenfalls ein einzelnes Borstenpaar am Hinterende des Prosternums vorhanden sein könnte (wie in Textfig. 19 bei Czerny, l. c.). Bei dem Exemplar aus London ist die Prosternalregion zwar auch durch weißliche Trübungen verhüllt. Sie ist aber so deutlich zu erkennen, daß man annehmen muß, von etwa vorhandenen Borsten müßten mindestens die Spitzen

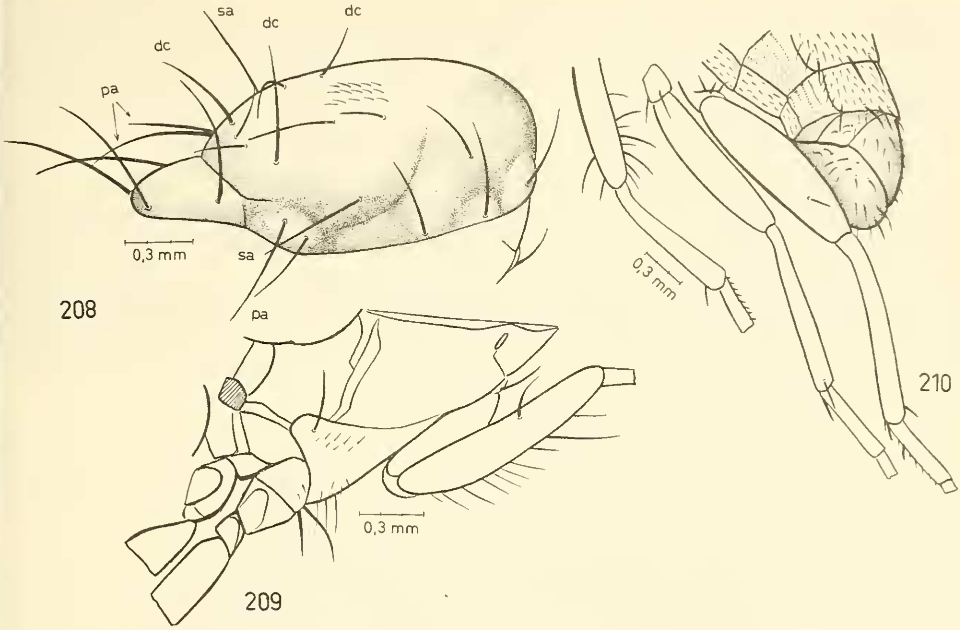


Abb. 208—210. „*Heteromyza*“ *dubia* Meunier. Holotypus, ♂. 208: Thoraxrücken (schräg von oben). 209: Pleuren des Thorax (sehr schräg von oben gesehen) und Vorderschenkel. 210: Beine und Endsegmente des Abdomens.

erkennbar sein. Das ist nicht der Fall. Es ist daher mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß die Art ein unbeborstetes Prosternum besitzt.

Nimmt man das an, dann kommt man mit „*Heteromyza dubia*“ nach den Gattungsbestimmungstabellen von Czerny (1927), Curran (1934) und Collin (1943) auf die Gattungen *Heteromyza* oder *Tephrochlamys,* die nach Collin vielleicht zu Unrecht getrennt werden.

Die formale Übereinstimmung der Bernsteinform mit den rezenten Gattungen *Tephrochlamys* und *Heteromyza* will allerdings kaum etwas besagen; denn was für die „Heleomyzinae“ im allgemeinen gilt, das gilt für die beiden genannten Gattungen im besonderen: in ihnen sind diejenigen relativ plesiomorphen Heleomyzidae zusammengefaßt, denen die Sondermerkmale (Autapomorphien) der übrigen Gattungen fehlen. Es ist also trotz der formalen Übereinstimmung in allen erkennbaren Merkmalen keinesfalls sicher, daß die Bernsteinform (*„Heteromyza“ dubia)* mit den rezenten Gattungen *Heteromyza* und *Tephrochlamys* näher verwandt ist als mit anderen. Sie könnte durchaus in die Stammgruppe einer ganzen Reihe rezenter Gattungen gehören. Bei dem gegenwärtigen Stande der Durcharbeitung der Heleomyzidae unter dem Gesichtspunkte der phylogenetischen Systematik ist es aber vollkommen unmöglich, darüber etwas Genaueres zu sagen.

♂: Kopf (Abb. 205, 206) mit der für die „Heleomyzinae“ charakteristischen Beborstung: vte, vti, oc, 2 ors (die vordere kürzer als die hintere) und konvergierende pvt vorhanden. Stirn überall gleich breit. 3. Fühlerglied rund. Fühlerborste kurz behaart. 1 Vibrisse ist vorhanden.

Thorax (Abb. 208, 209) mit 1 h, 2 n, 1 sa, 2 pa (vordere kürzer und schwächer als die hintere), 3 dc hinter der Quernaht (von vorn nach hinten an Länge zunehmend), 1 prsc und 2 (Paar) sc. Pleuren mit 1 kräftigen Propleural- und 1 Sternopleuralborste. Außerdem ist die Sternopleura behaart. Meso- und Pteropleura nackt.

Im Flügel (Abb. 207) liegt die Mündung von r_1 der ta gegenüber (Merkmal der rezenten Gattung *Tephrochlamys* zum Unterschied von *Heteromyza*). Beim Holotypus ist der Flügel so gefaltet, daß die Analader nicht bis zum Flügelrande verfolgt werden kann. Bei dem Exemplar aus London aber ist mit aller Deutlichkeit zu erkennen, daß die Analader den Flügelrand erreicht.

Schienen mit kräftig entwickelten dorsalen Praeapikalborsten (Abb. 210).

Körperlänge: etwa 4,5 mm.

Chaetohelomyza electrica **novum genus, nova spec.** (Abb. 211—216)

Holotypus: 1 ♀ ohne Nummer, Palaeontolog. Museum der Humboldt-Universität Berlin, coll. BERENDT.

Im Paläontologischen Museum der Humboldt-Universität, Berlin, befindet sich ein sehr schlecht erhaltenes Tier, das nach den erkennbaren Merkmalen sowie nach Größe

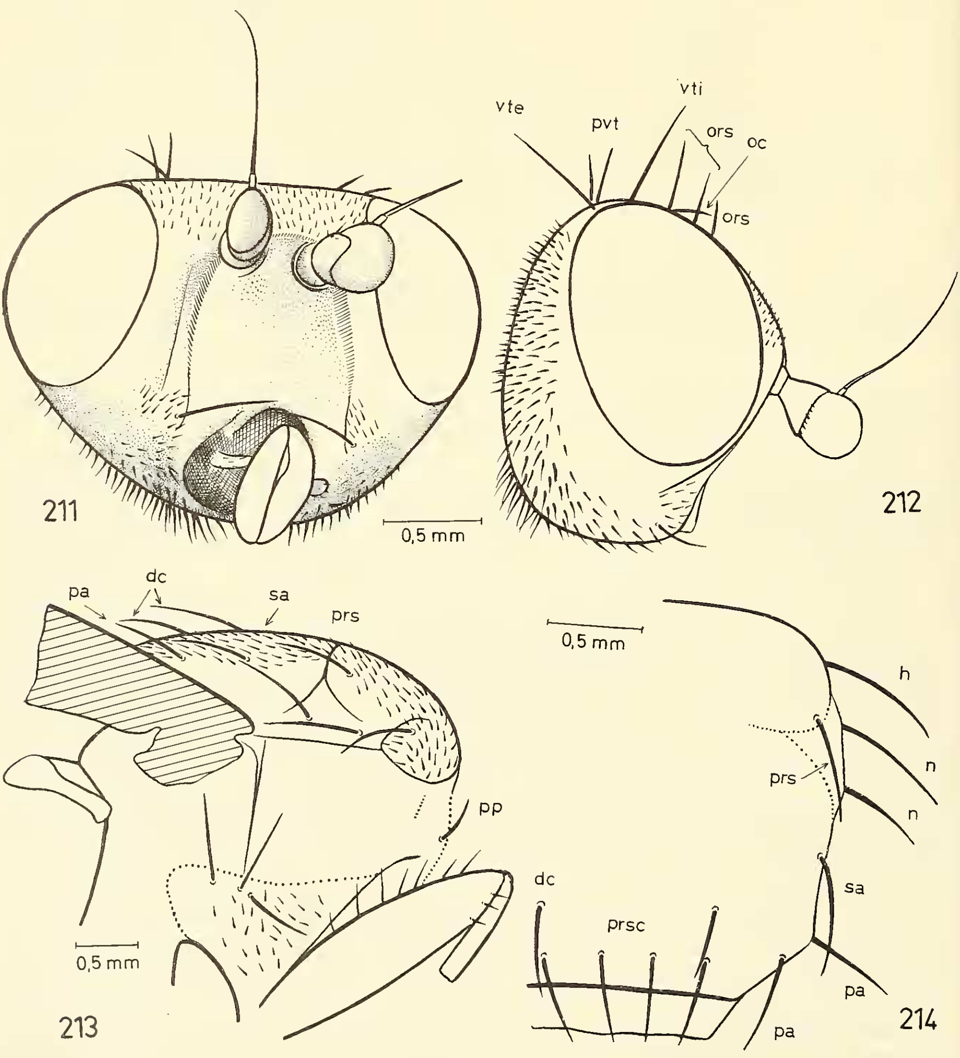


Abb. 211—214. *Chaetohelomyza electrica* n. sp. Holotypus. 211: Kopf von vorn. Von den Kopfborsten sind nur die ors gezeichnet. 212: Kopfprofil; 213: Thorax (Seitenansicht); 214: Thorax (dorsal).

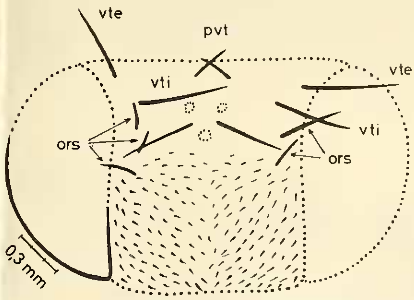


Abb. 215. *Chaetohelomyza electrica* n. sp. Holotypus. Kopf (Stirnansicht).

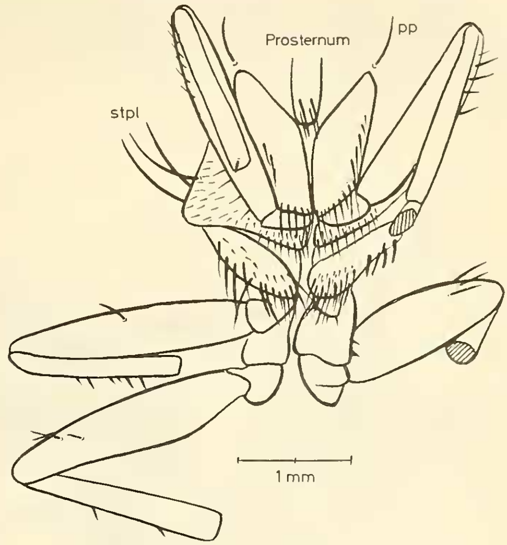


Abb. 216. *Chaetohelomyza electrica* n. sp. Holotypus. Prosternum und Beine (von der Ventralseite).

und Habitus nur zu den Heleomyzidae gehören kann. Das Vorhandensein von 2 Paar kräftigen Borsten auf dem Prosternum, 3 Dorsozentralborsten auf den Mittelschienen und 3 kräftigen Sternopleuralborsten ist eine so charakteristische Merkmalskombination, daß die Art daran ohne Schwierigkeiten wiederzuerkennen sein würde, wenn einmal ein besser erhaltenes Tier gefunden werden sollte. Leider ist nicht bekannt, ob die Gattungen mit Prosternalborsten eine monophyletische Teilgruppe der Heleomyzidae bilden.

Kopf (Abb. 211, 212, 215) höher als lang. Der größte Augendurchmesser ist von hinten oben nach vorn unten gerichtet. Die Fühler sind nach vorn gerichtet; das 3. Glied ist nicht länger als breit. Fühlerborste nackt (mikroskopisch fein behaart). Untergesicht (Praefrons) flach. Backen verhältnismäßig breit. Jederseits ist eine deutliche Vibrisse vorhanden. Konvergierende pvt, vte, vti, oc und 2—3 ors sind vorhanden. Auf der rechten Körperseite sind 3, auf der linken nur 2 ors vorhanden. Da der ganze Kopf von weißlichen Trübungen eingehüllt ist, läßt sich nicht erkennen, ob links etwa die Narbe einer 3. ors vorhanden ist. Auf jeden Fall sind alle ors ziemlich kurz und von gleicher Länge. Die Scheitelplatten liegen den Augenrändern an. Die Stirn ist überall grob behaart.

Thorax (Abb. 213, 214) mit 1 h, 2 n, 1 prs, 1 sa, 2 pa, 2 dc, 1 prsc. Das Scutellum ist nicht erhalten. Meso- und Peropleura nackt. Es ist allerdings nicht ganz ausgeschlossen, daß auf der Mesopleura vereinzelte Börstchen vorhanden waren. Das ist nicht mit Sicherheit zu erkennen. 1 lange und kräftige Propleuralborste ist vorhanden. Sternopleura behaart, außerdem am Oberrande mit 3 langen und kräftigen Borsten. Prosternum mit 2 Paar kräftigen Borsten (Abb. 216).

Von den Flügeln ist so wenig erhalten, daß keines der wichtigen Merkmale erkennbar ist.

Beine (Abb. 216) schlecht erhalten. Alle Tarsen sind abgeschliffen. f_1 in der Distalhälfte mit einigen verlängerten pv-Borsten und mit einer Reihe kräftiger pd. Eine dorsale Apikalborste scheint vorhanden gewesen zu sein. Mittelbeine nur rechts erhalten. f_2 in der Mitte mit wenigstens 1 kräftigen Anterodorsalborste. Außerdem sind vor der Spitze einige kräftige pv-Borsten erkennbar. t_2 auf der Hinterseite mit einer Reihe verlängerter Borsten. Die Spitze der t_2 ist abgeschliffen. f_3 vor der Spitze mit einigen kräftigen ad-Borsten. t_3 mit etwa 4 verlängerten ad-Borsten. Die Spitze (auf der linken Körperseite die Distalhälfte) der t_3 ist abgeschliffen.

Körperlänge: etwa 8 mm.

Drei frisch geschlüpfte Männchen mit noch ausgestülpter Stirnblase und noch nicht entfalteten Flügeln (1 Bernsteinblock; Paläontolog. Institut der Universität Bonn) gehören wahrscheinlich ebenfalls zu dieser Art. Sie sind in diesem Zustande aber nicht sicher zu bestimmen.

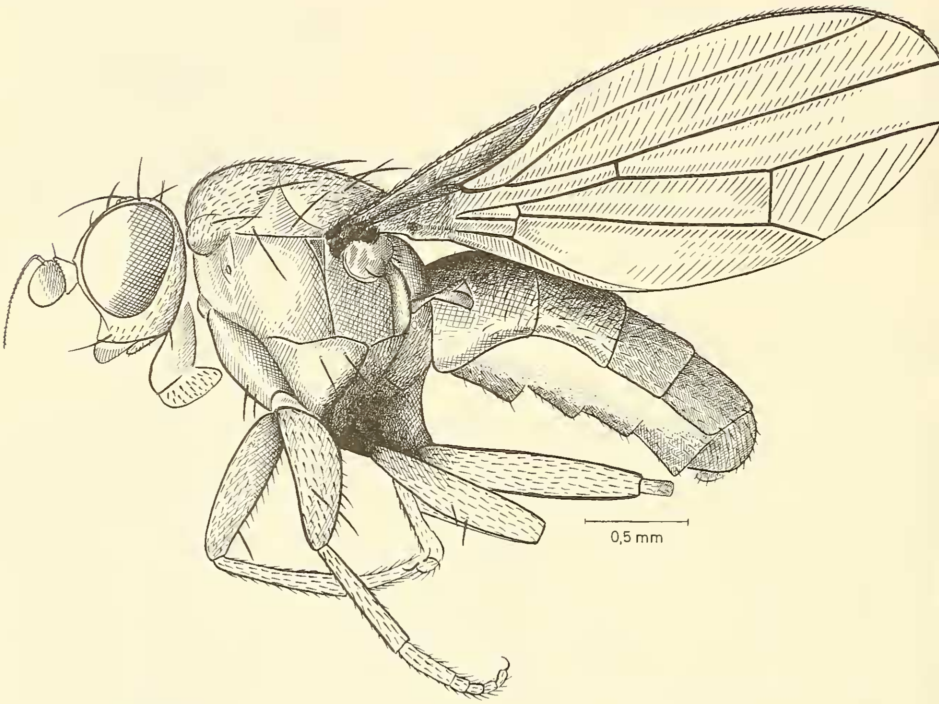


Abb. 217. *Electroleria alacris* (Meunier). ♂ Z 6911 der Bernsteinsammlung Königsberg. Habitus.

Gattung *Electroleria* **novum genus**

Die nachstehend angeführte Art gehört zu den am schwersten zu beurteilenden Bernstein-Acalyptraten. Sie besitzt alle Merkmale der Heleomyzidae. MEUNIER hat sie in der Gattung *Leria* beschrieben. Zu dieser kann sie aber nicht gehören, da ihr die Propleuralborste fehlt. In diesem Merkmal unterscheidet sie sich, soviel ich sehen kann, von allen Arten, die CZERNY (1927) zu den „Heleomyzinae" stellt, d. h. von allen Formen, bei denen die Analader vollständig, bis zum Flügelrande, entwickelt ist. Das Merkmal kommt (abgesehen von den Suilliinae und Chyromyidae) bei verschiedenen neuseeländischen und südchilenisch-patagonischen sowie bei einigen sehr seltenen und problematischen paläarktischen *(Chiropteromyza, Pseudopomyza)* und nearktischen *(Cinderella)* Gattungen vor. Bei allen diesen erreicht aber die Analader den Flügelrand nicht. Bei der Bernsteinform ist die Analader dagegen bis zum Flügelrande entwickelt. Da dies Merkmal den ursprünglicheren Zustand darstellt, würde es eine nähere Verwandtschaft mit den genannten rezenten Gattungen oder einigen von ihnen nicht ausschließen. Ähnliches gilt für die Form der Analzelle, die bei der Bernsteinform durch eine ziemlich gerade, bei den meisten rezenten Helomyzidae aber durch eine konvex gebogene („rückläufige") Ader (cu_{1b}) abgeschlossen ist.

Die Heleomyzidae und die ihnen nahestehenden Familien bedürfen dringend einer nach den Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik durchgeführten Revision.

Ehe diese Arbeit nicht geleistet und die Merkmalsentwicklung in der Gruppe nicht verständlich gemacht ist, wird es nicht möglich sein, die Verwandtschaftsbeziehungen von *Electroleria* festzustellen.

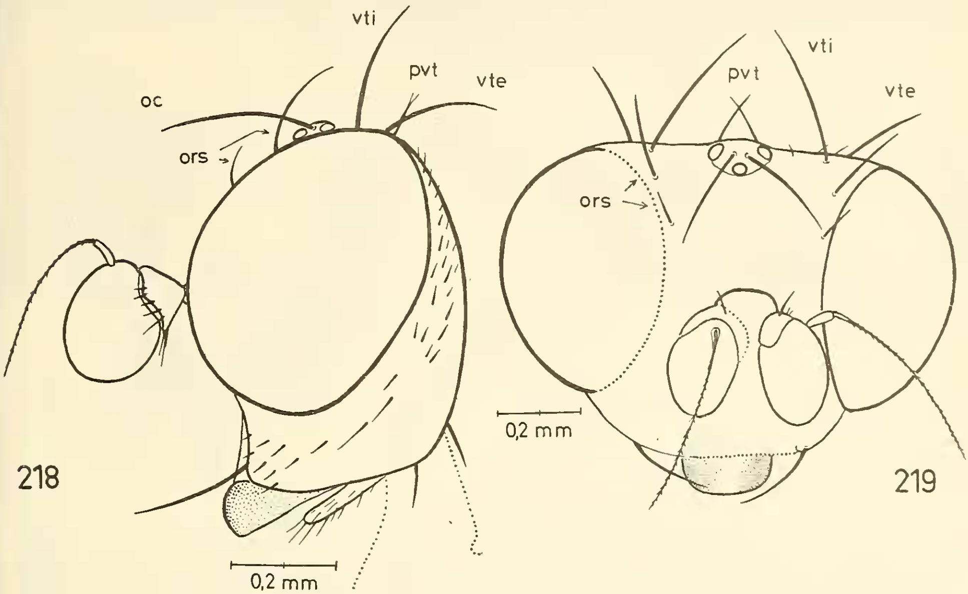


Abb. 218 und 219. *Electroleria alacris* (Meunier). ♂ Nr. 6911 der Bernsteinsammlung Königsberg. Kopf.

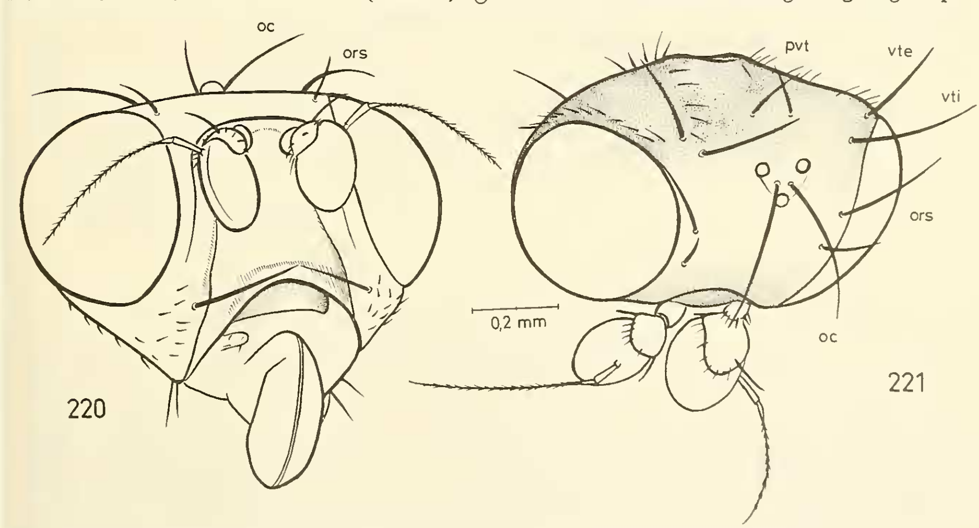


Abb. 220 und 221. *Electroleria alacris* (Meunier). ♀ Nr. In. 22 307 des British Museum. Kopf.

Species typica: die nachstehend angeführte Art.

Electroleria alacris (Meunier) (Abb. 217—226)

1904 Meunier, Feuille Naturalistes 35, p. 25, Fig. 6, 7 (Habitus ♂, Vordertarsus): *Leria*.
1895 Meunier, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 19, p. 8: als *Leria* spec.

Material:

1 ♂ Nr. Z 6911, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg: Holotypus.
1 ♂ Nr. Z 5068, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

1 ♂ Nr. 1436, Geolog.-paläontolog. Staatsinstitut, Hamburg, coll. SCHEELE.
1 ♂ „Dr. JOHS. Ipsen (106) 1.-6.-52“, Zoolog. Museum Kopenhagen.
1 ♀? Nr. 22 307 Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.) London, „Dr. H. LOEW Colln. Purch. July 1922“. Im Gegensatz zu anderen Stücken aus der Coll. LOEW ohne Zettel mit handschriftlichen Angaben von LOEW.
1 ♀? ohne Nummer, Paläontolog. Institut der Universität Bonn.

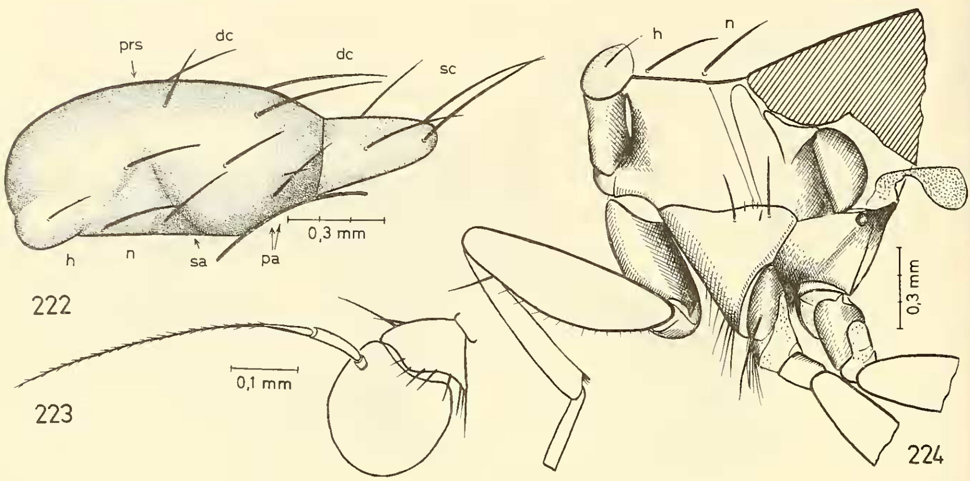


Abb. 222—224. *Electroleria alacris* (Meunier). Exemplar Nr. Z 5068 der Bernsteinsammlung Königsberg. 222: Thoraxrücken, von der Seite gesehen; 223: Fühler; 224: Pleuren des Thorax und Beine.

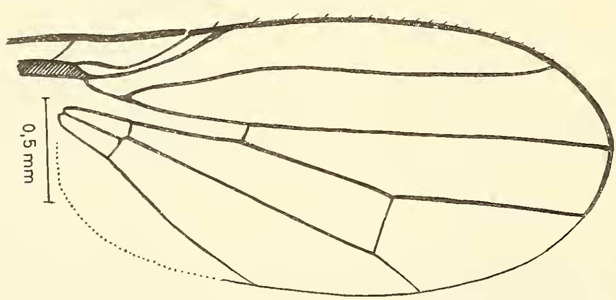


Abb. 225. *Electroleria alacris* (Meunier).
Exemplar Nr. Z 6911 der Bernsteinsammlung Königsberg. Flügel.

Es fällt auf, daß MEUNIER von *„Leria alacris“* 2 Männchen (die beiden oben erwähnten Stücke der Königsberger Sammlung), von *„Leria sapromyzoides“* aber 2 Weibchen (die offenbar verlorengegangen sind) beschrieben hat. Die naheliegende Vermutung, daß es sich bei den beiden „Arten“ um die beiden Geschlechter ein und derselben Art gehandelt haben könnte, trifft aber wahrscheinlich nicht zu, da *sapromyzoides* nach MEUNIER keine Vibrissen besitzt. Sie gehört also wahrscheinlich überhaupt nicht zu den Heleomyzidae.

Kopf (Abb. 218—221) höher als lang. Augen vertikal elliptisch. Vte, vti, oc, konvergierende pvt und 2 ors (die vordere viel kürzer und schwächer als die hintere) vorhanden. Fühler (Abb. 223) nach vorn gerichtet, 3. Glied rundlich. Das 2. Glied der Fühlerborste ist verhältnismäßig kurz, das 3. Glied ist kurz behaart. Jederseits 1 kräftige Vibrisse. Hinter dieser sind am Rande der verhältnismäßig breiten Backen keine kräftigen Borsten vorhanden.

Thorax (Abb. 222, 224) mit 1 h, 1 prs, 2 n, 2 dc hinter der Quernaht, 1 sa, 2 pa (die hintere viel kürzer und schwächer als die vordere), 2 (Paar) sc. Das Scutellum ist auffällig lang. Es sind weder prsc noch andere Acrostichalborsten vorhanden. Eine Propleuralborste fehlt. Meso- und Pteropleura nackt. Sternopleura am Oberrande mit 2 kräftigen Borsten, zwischen denen einige feine Börstchen stehen.

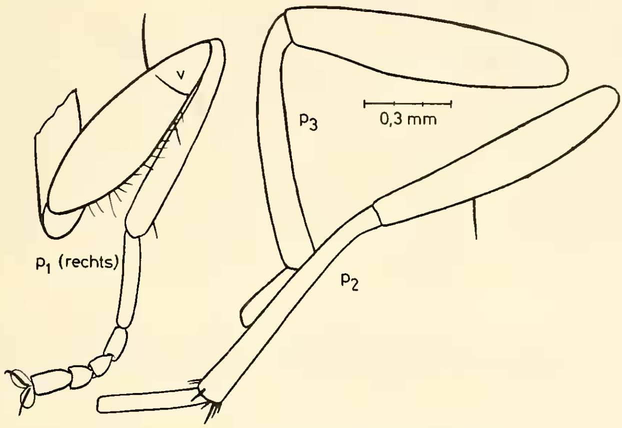


Abb. 226. *Electroleria alacris* (Meunier). Beine.
Teilfig. A: Rechtes Vorderbein des Exemplares Nr. 1436 der coll. SCHEELE, Hamburg. Teilfig. B: Mittel- und Hinterbeine des Exemplares Nr. Z 5068 der Bernsteinsammlung Königsberg. v: nach oben umgekippte Ventralborste des Vorderschenkels.

Im Flügel (Abb. 225) sind die Costaldornen nicht sehr kräftig, aber doch deutlich entwickelt. Die Analzelle ist durch eine gerade Ader (cu_{1b}) abgeschlossen. Analader (cu_{1b} + 1a) bis zum Flügelrande entwickelt. Vorderschenkel (f_1, Abb. 224, 226 A) verdickt, vor der Spitze mit je 1 kräftigen Dorsal- und Ventralborste. f_2 unterseits in der Nähe der Mitte mit einer langen und kräftigen Borste. Schwach ausgebildete dorsale Praeapikalborsten sind nur an den t_1 und t_2 zu erkennen.

Beim Männchen ist das Postabdomen verhältnismäßig klein und im letzten (5.) Segment des Praeabdomens verborgen.

Körperlänge: 3—3,5 mm.

Allgemeines über die „Anthomyzoidea"

HENDEL (1922) vereinigte die Familien Chyromyidae, Clusiidae, Anthomyzidae und Opomyzidae unter dem Namen Anthomyzoidea. Es ist möglich, daß zwischen diesen Familien nähere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen. Ebensogut aber ist es möglich, daß auch noch andere Familien, z. B. die Aulacigastridae, Asteiidae, Periscelidae (?), in diesen Verwandtenkreis gehören. Bisher lassen sich keine Merkmale zur Begründung einer monophyletischen Gruppe angeben, in der man die Anthomyzidae mit anderen Familien unter einem gemeinsamen Namen zusammenfassen müßte. Nicht einmal die Grenzen einiger der oben genannten Familien sind mit Sicherheit bekannt. So kommt es, daß mehrere Gattungen bald zu der einen, bald zu der anderen Familie gestellt werden. Sicherlich besitzt jede der genannten Familien einen Kern von Gattungen, die zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Aber die bisher angegebenen diagnostischen Merkmale genügen nicht, um zu entscheiden, mit welcher von diesen kleinen monophyletischen Einheiten einige der weniger gut bekannten Gattungen am nächsten verwandt sind. Es wäre dringend notwendig, die Entwicklung möglichst vieler Merkmale in jedem dieser Verwandtenkreise zu verfolgen und danach die Grundplanmerkmale (nicht: die „diagnostischen Merkmale"!) einer jeden monophyletischen Gruppe sorgfältig heraus-

zuarbeiten. Leider ist dieses Ziel schwer zu erreichen, weil alle hierher gehörenden Arten klein bis sehr klein und in den Sammlungen selten sind. Es ist auch wahrscheinlich, daß der Bestand an rezenten Arten und Gattungen noch sehr unvollkommen bekannt ist, und daß künftige Entdeckungen in der rezenten Fauna noch manches Rätsel lösen werden. Ehe diese Aufgabe nicht bewältigt ist, wird es nicht möglich sein, die im Bernstein gefundenen Arten sicher zu beurteilen.

Wenig Zweifel scheint mir darüber zu bestehen, daß die nachstehend aus dem Bernstein beschriebenen Gattungen *Gephyromyiella, Protaulacigaster, Anthoclusia* und *Protanthomyza* alle in den Kreis der oben genannten Familien (in den aber vielleicht auch noch einige andere einbezogen werden müßten) gehören. Gut begründet scheint mir auch die Annahme, daß *Protaulacigaster* zu den Aulacigastridae gehört. Bei den anderen Gattungen bin ich nicht so sicher, daß sie wirklich zu den Familien gehören zu denen ich sie gestellt habe. Es ist gar nicht ausgeschlossen, daß die eine oder andere zur Stammgruppe mehrerer rezenten Familien gehört. Die Frage kann aber nur für jede der in Frage kommenden Gattungen getrennt erörtert werden.

Familie **Chyromyidae ??**

Die nachstehend unter dem Namen *Gephyromyiella electrica* beschriebene Art gehört zu den am schwersten zu beurteilenden Acalyptraten des Baltischen Bernsteins. Eine sichere Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen ist bisher nicht möglich.

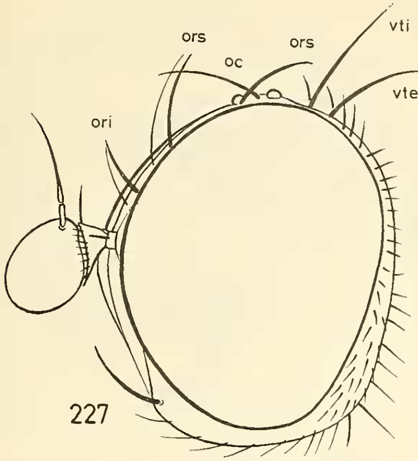
Die beiden relativ abgeleiteten Merkmale, von denen man bei jedem Deutungsversuch wird ausgehen müssen, sind wahrscheinlich die konvergierenden pvt und das nach innen geneigte vordere Paar der Frontorbitalborsten. Unter den rezenten Familien, bei denen beide Merkmale vorkommen, wären zunächst die Lauxaniidae zu nennen. An diese könnte man auch deshalb denken, weil bei *Gephyromyiella* keine deutliche Costabruchstelle vorhanden ist. Aber die Lauxaniidae (bzw. alle Familien der Lauxanioidea) müssen wohl sicher außer Betracht bleiben, weil ihnen die Vibrissen fehlen, die bei *Gephyromyiella* deutlich vorhanden sind. Außerdem sind die Mündungen von sc und r_1 bei den Lauxaniidae breiter getrennt als bei *Gephyromyiella,* und das Flügelgeäder spricht in seinen übrigen Merkmalen ebenso wie das Abdomen (bei den Lauxanioidea sind zwischen Praeabdomen und Hypopygium 2 Segmentkomplexe vorhanden) gegen die Annahme von Verwandtschaftsbeziehungen.

Von den Familien (-Gruppen), die zugleich konvergierende pvt und Vibrissen besitzen, müssen die Drosophiloidea (bei denen auch keine nach innen gebogenen Frontorbitalborsten vorkommen), die Chloropidae (für die dasselbe gilt) und die Milichioidea wohl sicher ausgeschieden werden. So bleibt zum näheren Vergleich nur die Gruppe von „Familien mit unklaren Verwandtschaftsbeziehungen“ (Hennig 1958, p. 609) übrig, zu der als artenreichste Familie die Heleomyzidae gehören. Bei diesen sind keine Formen mit nach innen geneigten Frontorbitalborsten bekannt. Wohl aber ist dieses Merkmal für die Chyromyidae und Aulacigastridae charakteristisch. Die Stellung dieser beiden artenarmen „Familien“ ist sehr umstritten. Die Chyromyidae sind oft als Unterfamilie der Heleomyzidae angesehen, die Aulacigastridae aber zu den Drosophiloiden gestellt worden. Die Gründe, die gegen die Zugehörigkeit der Aulacigastridae zu den Drosophiloidea sprechen, verdichten sich immer mehr.

Ich möchte die Arbeitshypothese, daß die Aulacigastridae und Chyromyidae am nächsten miteinander verwandt sind, zur Prüfung empfehlen. Als Gründe für diese Annahme (synapomorphe Merkmale ?) könnten angegeben werden:

1. Die Verkürzung der Palpen.

Frey (1921) gibt für die Chyromyidae *(Chyromya flava)* an, die Mundteile seien „im Verhältnis zum Kopfe sehr klein, vollständig innerhalb des Exoskeletons einziehbar, relativ schwach chitinisiert, mit fast verkümmerten Palpen ...“ Die Aulacigastridae *(Aulacigaster* und *Schizochroa)* sind durch ihre große „Mundöffnung“ ausgezeichnet und haben ebenfalls reduzierte, wie kurze Läppchen aussehende Palpen. Bei beiden Familien sind die Palpen nicht beborstet.



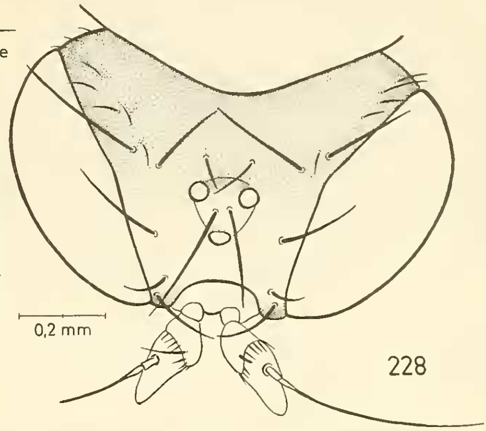


Abb. 227 und 228. *Gephyromyiella electrica* n. sp. Holotypus, Kopf. 227: Profil; 228: Stirnansicht.

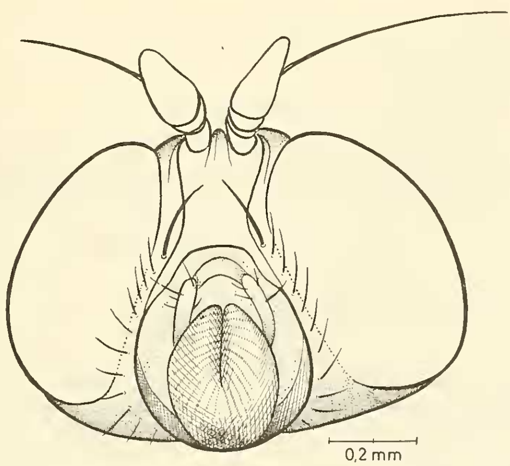
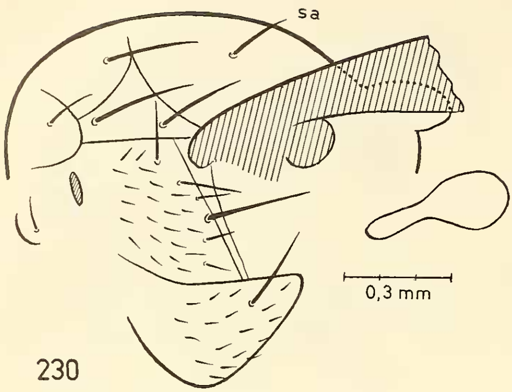


Abb. 229. *Gephyromyiella electrica* n. sp.
Kopf des Holotypus, von unten gesehen.

2. Nach innen geneigte Frontorbitalborste ?

Bei *Chyromya* sind jederseits 3 Frontorbitalborsten vorhanden, von denen die vordere wie bei *Gephyromyiella* nach hinten geneigt ist. Bei *Aphaniosoma* (Chyromyidae) sind alle 3 Frontorbitalborsten nach hinten (oben) gebogen. Wenn das ein ursprüngliches Merkmal wäre, dann könnte die „nach innen gebogene vordere Frontorbitalborste" kein synapomorphes Merkmal der Chyromyidae und Aulacigastridae sein und nicht für die nahe Verwandtschaft der beiden Familien sprechen. *Aphaniosoma* hat aber im übrigen so abgeleitete Merkmale, daß ich auch die Ausbildung ihrer Frontorbitalborsten für ein abgeleitetes Merkmal halten möchte: die vorderste Frontorbitalborste steht hier auch nicht wie bei *Chyromya* am Vorderrande, sondern nur wenig vor der Mitte der Stirn. Bei den Aulacigastridae sind nur 2 Frontorbitalborsten vorhanden, von denen die nach innen geneigte fast in einer Querlinie mit der nach oben geneigten, zwischen dieser und dem Augenrande steht. Ich möchte annehmen, daß diese abweichende Stellung der Frontorbitalborsten mit der für die Aulacigastridae so charakteristischen Stauchung des Kopfes zusammenhängt. Die Tatsache, daß bei *Protaulacigaster* zwar auch nur 2 Frontorbitalborsten vorhanden sind, die vordere aber ganz am Vorderrand der Stirn steht, könnte dafür sprechen, daß die nach innen geneigten Frontorbitalborsten der Chyromyidae und Aulacigastridae tatsächlich homolog sind.



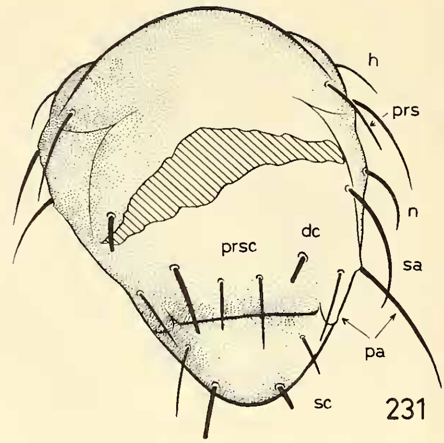


Abb. 230 und 231. *Gephyromyiella electrica* n. sp. Holotypus. 230: Thorax (Seitenansicht); 231: Thorax (Dorsalansicht), stark verdrückt.

3. Propleuralborste fehlt.
4. Beim Männchen ist zwischen 5. Abdominalsegment und Hypopygium nur ein Segmentkomplex vorhanden.
5. Surstyli nicht frei beweglich.

Die Hypothese, daß die rezenten Chyromyidae und Aulacigastridae zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, ist damit keineswegs sicher begründet. Sie bedarf noch sehr eingehender Prüfung durch sorgfältige vergleichende Untersuchungen.

Gephyromyiella ist in fast allen erkennbaren Merkmalen ursprünglicher als die rezenten Chyromyidae und Aulacigastridae:

1. Die Palpen sind normal entwickelt, beborstet.

Allerdings scheint mir die „Mundöffnung" (in die auch der Clypeus zurückgezogen ist) verhältnismäßig groß zu sein, so daß der Rüssel vollkommen in sie zurückgezogen werden kann. Als Vorstufe für die Verhältnisse bei den rezenten Chyromyidae ist das durchaus denkbar. Bei den rezenten Chyromyidae sind die Backen durch Verkleinerung der Augen stark verbreitert. In der geringen Breite der Backen und in der Größe der Augen stimmt *Gephyromyiella* eher mit den Anthomyzidae und, in geringerem Maße, mit den Aulacigastridae überein (Symplesiomorphie!).

2. Eine Propleuralborste ist vorhanden wie bei den Anthomyzidae (Symplesiomorphie).
3. Im Flügel ist keine deutliche Costabruchstelle erkennbar.

Bei den Chyromyidae ist (ebenso wie bei den rezenten Anthomyzidae) eine Bruchstelle an der Mündung von sc vorhanden. Sie ist aber manchmal bei getrockneten Tieren praktisch nicht erkennbar. Hierzu muß gesagt werden, daß bei kleinen Tieren, bei denen die Costa nicht sehr kräftig entwickelt ist, die Costabruchstelle, als sehr schwache Verdünnung, oft nur sehr undeutlich in Erscheinung tritt, und daß hier auch die Möglichkeit ihres sekundären Verschlusses nicht von der Hand zu weisen ist. Ihr Fehlen oder Vorhandensein ist hier also nicht von so großer Bedeutung wie bei anderen Familien. Bei den rezenten Aulacigastridae sind 2 Bruchstellen vorhanden. Das kann aber als Autapomorphie gedeutet werden. Bemerkenswert ist, daß auch bei *Protaulacigaster* keine Costabruchstelle vorhanden zu sein scheint.

4. Im Hypopygium sind die Surstyli frei beweglich.

Ob zwischen dem Praeabdomen und dem Hypopygium 1 (wie bei Chyromyidae und Aulacigastridae) oder 2 Segmentkomplexe (wie bei den Anthomyzidae) vorhanden sind, läßt sich leider nicht feststellen.

Nicht ohne Bedeutung sind einige weitere Merkmale, in denen *Gephyromyiella* mit dem Verwandtenkreise, zu dem Chyromyidae, Aulacigastridae und Anthomyzidae gehören dürften, übereinstimmt:

Die Costa ist nicht, wie bei fast allen Heleomyzidae, in gleichmäßigem Abstande mit kräftigeren Dörnchen besetzt, sondern gleichmäßig behaart. Die Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 verlaufen parallel bis leicht konvergierend.

Die hintere Querader (tp) liegt ziemlich weit vom Flügelrande entfernt. Sie scheint eher kürzer als der Endabschnitt von m_4. Auch die vordere Querader (ta) ist verhältnismäßig weit nach der Flügelbasis verschoben.

Gephyromyiella scheint in diesem Merkmal abgeleiteter zu sein als die rezenten Chyromyidae, bei denen die ta (noch ?) nicht so weit nach der Flügelbasis verschoben ist.

Bei *Gephyromyiella* sind die Tarsen sehr hell (vielleicht weißlich). Nur das Endglied ist verdunkelt. Dieses Merkmal tritt bei den Aulacigastridae und Anthomyzidae auf.

Dorsale Praeapikalborsten fehlen an allen Schienen.

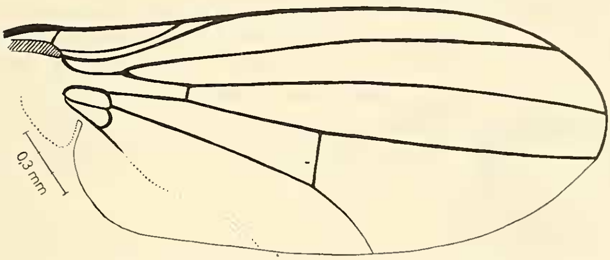


Abb. 232: *Gephyromyiella electrica* n. sp. Holotypus. Flügel. Verlauf der Analader (— Falte ?) durchaus fraglich.

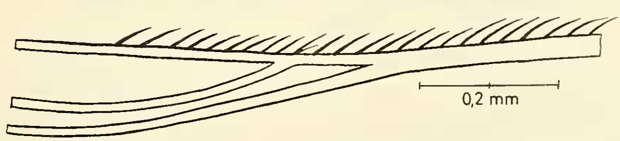


Abb. 233. *Gephyromyiella electrica* n. sp. Holotypus. Vorderrand des Flügels.

Der stark entwickelte ventrale Endsporn an den Mittelschienen ist in vergleichbarer Ausbildung auch bei Opomyzidae und Anthomyzidae *(Amygdalops)* vorhanden. Bei *Chyromya* ist dieser Endsporn nicht auffällig entwickelt. Aber die Bedeutung dieses Merkmals ist unklar.

Die bei *Gephyromyiella* erkennbaren Merkmale würden wohl die Annahme erlauben, daß diese Gattung in die Stammgruppe gehört, aus der sowohl die rezenten Chyromyidae wie die rezenten Aulacigastridae hervorgegangen sind. Da aber die Aulacigastridae durch *Protaulacigaster* im Bernstein vertreten zu sein scheinen, ist es ziemlich sicher, daß wenigstens diese Familie zur Bernsteinzeit schon als selbständige Gruppe existiert hat, und wenn sich Aulacigastridae und Chyromyidae wirklich als Schwestergruppen erweisen sollten (siehe oben), dann müßte das auch für die Chyromyidae gelten. *Gephyromyiella* könnte nach ihren erkennbaren Merkmalen recht gut in die Stammgruppe dieser Familie gehören. Da sich aus dieser Annahme keine Folgerungen ergeben würden, die nicht ohnehin aus dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse gezogen werden können, möchte ich an ihr festhalten, bis etwa künftige Untersuchungen sie als unhaltbar erweisen.

Gephyromyiella hat den in der vorliegenden Arbeit schon mehrmals erwähnten Nachteil aller Fossilien mit relativ plesiomorphen Merkmalen, daß sich von ihr zwar rein formal mehrere rezente Gruppen „ableiten" lassen, daß es aber praktisch fast unmöglich ist, zu entscheiden, mit welcher sie wirklich am nächsten verwandt ist.

Von den rezenten Chyromyidae sind etwa 35 Arten bekannt, die in der holarktischen, aethiopischen (2 Arten aus Ostafrika, leg. LINDNER, im Museum Stuttgart), orientalischen Region und in Australien (1 Art) verbreitet sind.

Gephyromyiella electrica **novum genus, nova spec.** (Abb. 227—236)

Holotypus: 1 ♂ Nr. In. 22 274, Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.), London, „Dr. H. LOEW Coll. Purch'd F. A. B. Lord, July 1922".

Beim Holotypus befindet sich ein Zettel, auf dem handschriftlich (in LOEWS Handschrift ?) „*Piophila?*" und ein Hinweis auf mehrere Merkmale (z. B. „auffallend gespornte Mittelschiene") vermerkt sind. Der Zettel ist (im Gegensatz zu den anderen Zetteln bei Bernsteinstücken aus LOEWS Sammlung) mit Bleistift geschrieben. LOEW (1861) nennt die Piophilidae unter den Familien, die er nicht mit Sicherheit im Bernstein nachweisen konnte, deren Vorkommen er aber auch nicht ausschließt.

♂: Kopf (Abb. 227—229) höher als lang. Augen vertikal elliptisch. Backen und Wangen sehr schmal. An Kopfborsten sind vorhanden: Konvergierende pvt, vte, vti, oc, 3 ors, von denen die vorderste (in der Nähe des Vorderrandes der Stirn) nach innen, die beiden anderen nach oben gebogen sind. Fühler nach vorn gerichtet, 3. Glied kurz oval. Die Fühlerborste ist praktisch nackt; nur bei sehr starker Vergrößerung sind einige winzige Härchen zu erkennen. Ein Paar kräftige Vibrissen sind vorhanden. Hinter ihnen am „Mundrande" jederseits eine Reihe kürzerer und feinerer Borstenhaare. Der „Clypeus" liegt innerhalb der „Mundöffnung" und ist nur von unten her zu erkennen. Palpen normal, mit Borsten.

Thorax (Abb. 230, 231) mit 1 h, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 1 prsc, 2 (Paar) sc, von denen die vorderen (lateralen) viel schwächer und kürzer sind als die (unvollständig erhaltenen) hinteren (apikalen). Leider ist die Zahl der dc nicht mit völliger Sicherheit festzustellen. Sicher sind 1 Paar hintere dc vorhanden, die aber an der Spitze abgebrochen sind. An der Stelle, an der vordere dc stehen müßten, wenn sie vorhanden wären, ist der Thorax von der unregelmäßig abgeschliffenen Oberfläche des Bernsteinstückes her beschädigt. Es ist aber unwahrscheinlich, daß mehr als 2 Paar dc vorhanden waren. Vielleicht war aber nur 1 Paar dc vorhanden. Propleuralborste vorhanden. Meso- und Sternopleura behaart. Mesopleura am Hinterrande mit einer Reihe von Mesopleuralborsten, von denen eine leicht unterhalb der Mitte stehende am längsten und am kräftigsten entwickelt ist. Sternopleura in der Nähe des hinteren Oberrandes mit 1 langen und kräftigen Sternopleuralborste. Die Prosternalregion ist an sich sehr klar, aber leider in ihrem vorderen Teile durch das querliegende Bein eines im übrigen nicht erhaltenen Insekts verdeckt, so daß die Region zwischen Prosternum und Propleura nicht zu erkennen ist. Sicher zu erkennen ist aber, daß Haare und Borsten auf dem Prosternum nicht vorhanden sind.

Im Flügel (Abb. 232, 233; nur der rechte ist erhalten) liegen die Mündungen von sc und r_1 nicht weit voneinander entfernt. Eine Costabruchstelle ist nicht zu erkennen. Der Vorderrand der Costa ist gleichmäßig behaart. Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 parallel bis leicht konvergierend. Die vordere Querader (ta) liegt etwa der Mitte der zwischen den Mündungen von sc und r_1 liegenden Strecke gegenüber. Hintere Querader (tp) verhältnismäßig weit vom Flügelrande entfernt. Sie ist daher kürzer als der Endabschnitt von m_4. Vordere Basalzelle geschlossen (tb vorhanden). Analader bauchig abgeschlossen: cu_{1b} rückläufig. Leider läßt sich der Verlauf der Analader (cu_{1b} + 1a) nicht vollständig verfolgen. Sicher ist sie nicht als eigentliche Ader bis zum Flügelrande entwickelt. Es scheint aber, daß sie diesen als Falte erreicht. Axillarlappen des Flügels gut entwickelt. Die Alula ist nach oben umgeschlagen; ihre Form ist daher nicht deutlich zu erkennen. Sie ist aber gut entwickelt.

Beine (Abb. 234) ohne Besonderheiten. Ein Ventraldorn ist an den Vorderschenkeln nicht zu erkennen. Schienen ohne dorsale Praeapikalborsten. Besonders auffällig ist ein ziemlich langer und kräftig entwickelter Apikalsporn an den Mittelschienen.

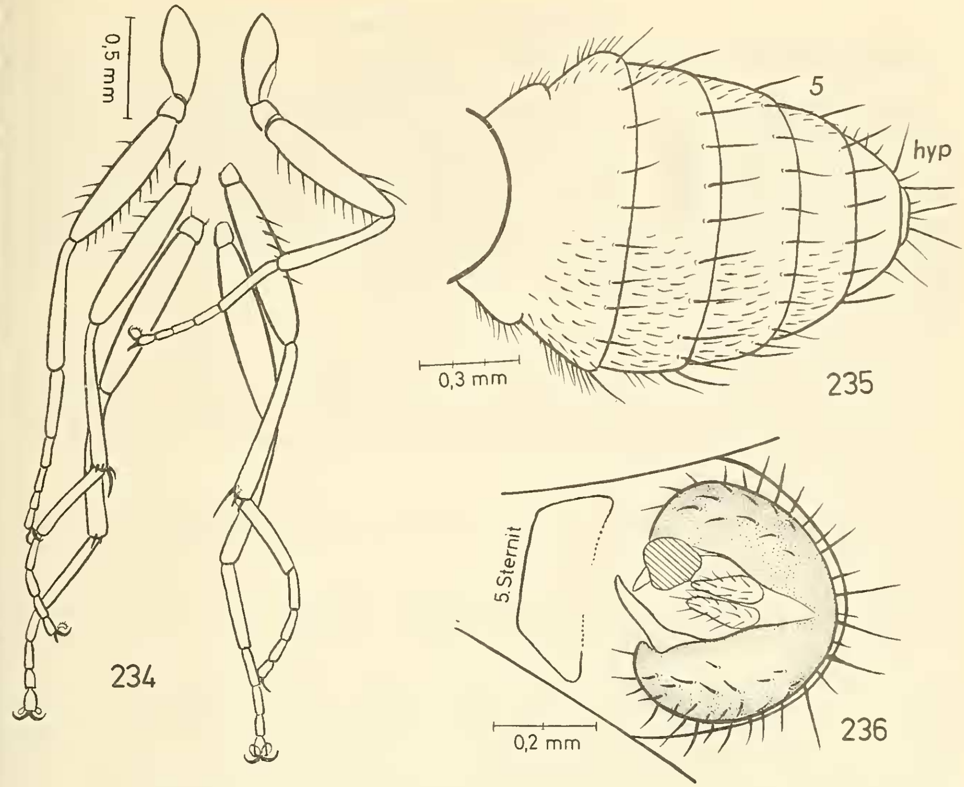


Abb. 234—236. *Gephyromyiella electrica* n. sp. Holotypus, ♂. 234: Beine (von der Ventralseite gesehen); 235: Abdomen (Dorsalseite); 236: Hypopygium. Die lange Behaarung des 5. Sternites ist nicht gezeichnet, um das Bild des Hypopygiums nicht zu beeinträchtigen. Der Hinterrand des 5. Sternites wird in der Mitte durch den Vordertarsus verdeckt.

Hypopygium (Abb. 236) groß und kugelig, ventralwärts eingeschlagen. An der Basis sind die einfachen Surstyli durch eine deutliche Querlinie von der Wand des Hypopygiums abgesetzt. Sie waren also sicher frei beweglich. Die Form des 5. Sternites ist nicht sicher zu erkennen, da sein Hinterrand durch einen Fremdkörper verdeckt ist. Zwischen dem Praeabdomen (bzw. dem 5. Tergit) und dem Hypopygium ist ein breiter gewölbter „Tergit" vorhanden. Da aber auch bei den rezenten Anthomyzidae nur an mikroskopischen Präparaten zu erkennen ist, daß zwischen 5. Tergit und Hypopygium hier 2 „Tergite" liegen, läßt sich nach dem Augenschein nicht entscheiden, ob das auch für *Gephyromyiella* anzunehmen ist oder ob hier wie bei den rezenten Chyromyidae und Aulacigastridae und bei den Opomyzidae nur 1 Tergitkomplex zwischen Praeabdomen und Hypopygium vorhanden war.

Das Tier ist vielleicht erst post mortem eingebettet worden. Jedenfalls ist die Oberfläche der Augen ziemlich geschrumpft und der übrige Körper recht verwittert. Über die Färbung läßt sich daher wenig sagen. Wahrscheinlich war sie nicht gelb wie bei den rezenten Chyromyzidae, sondern dunkel wie bei den Aulacigastridae und Anthomyzidae. Die Schenkel scheinen in der Endhälfte dunkler gewesen zu sein als an der Wurzel (oder sind postmortal verfärbt ?). Die Schienen sind hell (gelblich ?), an der äußersten Spitze verdunkelt. Sicher waren die Tarsen hell (weißlich oder gelblich), denn die verdunkelte Endhälfte des letzten Tarsengliedes setzt sich von der helleren Färbung des übrigen Tarsus deutlich ab.

Körperlänge etwa 3 mm.

Familie **Aulacigastridae**

Die Familie hat alle Kennzeichen einer Reliktgruppe.

Es sind bisher nur 2 oder 3 rezente Arten bekannt, die in Europa und Nordamerika (*Aulacigaster leucopeza* Meig.) und in Costa Rica (*Schizochroa melanoleuca* Hg.) vorkommen. Möglicherweise gehört auch die Gattung *Cyamops* (2 nearktische Arten) zu den Aulacigastridae. Ich halte es für vollkommen sicher, daß auch die nachstehende Art aus dem Baltischen Bernstein zu dieser Familie gehört. Ich habe (1958, p. 640) für die Aulacigastridae mehrere abgeleitete Merkmale angegeben, von denen einige auch bei *Protaulacigaster* vorhanden sind.

1. Postvertikalborsten fehlen.
2. Ozellarborsten fehlen.

   Diese Angabe ist nicht ganz korrekt. Wie auch die Abbildung Fig. 248, auf die ich l. c. verwiesen habe, zeigt, sind die Ozellarborsten deutlich, wenn auch sehr klein vorhanden. Bei *Protaulacigaster* sind die Ozellarborsten noch besser entwickelt als bei *Aulacigaster*, aber auch schon verhältnismäßig klein.

3. Vorderste Frontorbitalborste nach innen oder nach vorn gerichtet.

   Hinzuzufügen wäre, daß bei allen Aulacigastridae nur 2 Paar Frontorbitalborsten vorhanden sind.

In den unter 6—8 genannten Merkmalen ist *Protaulacigaster* ursprünglicher als die rezenten Arten. Die Merkmale 9—11 beziehen sich auf die männlichen oder weiblichen Genitalsegmente und sind bei den Fossilien nicht feststellbar.

Als weitere, von mir früher (1958) nicht genannte, abgeleitete Merkmale können genannt werden: das Fehlen der inneren Postalarborste und die stark konkave „Aushöhlung" des oberen Hinterkopfes, die es bewirkt, daß das Ozellendreieck fast an der Scheitelkante steht. Das ist aber ein Merkmal, das vielleicht nicht für die Aulacigastridae allein, sondern für eine umfassendere Verwandtschaftsgruppe charakteristisch ist.

Abgeleitete Merkmale sind sicherlich auch das Fehlen von dorsalen Praeapikalborsten und Endborsten an allen Schienen. Bei einigen anderen läßt sich sicher nicht entscheiden, wie sie zu deuten sind:

Das Fehlen echter Mesopleuralborsten — die Mesopleura ist kurz behaart —, das Vorhandensein von nur 1 starken Sternopleuralborste, das Fehlen der Praeskutellarborsten und das Vorhandensein von 2 Paar postsuturalen dc. In allen diesen Merkmalen stimmt *Protaulacigaster* mit den rezenten Arten überein.

In mancher Hinsicht ist sie aber deutlich ursprünglicher als diese: Das gilt schon für die bessere Entwicklung der Ozellarborsten. Immerhin stechen diese durch ihre Kürze und Feinheit auffällig von den übrigen, langen und kräftigen Kopfborsten ab. Sie sind also wahrscheinlich auch bei *Protaulacigaster* schon auf dem Wege der Reduktion. Die vordere (nach innen und etwas nach vorn geneigte) Frontorbitalborste steht bei *Aulacigaster* dicht neben der oberen, fast zwischen dieser und dem Augenrande (vgl. Fig. 248 bei Hennig 1958). Bei *Schizochroa* (vgl. Fig. 6 bei Hennig 1956) stehen beide Frontorbitalborsten ebenfalls nicht weit voneinander entfernt, die vordere aber deutlich vor der oberen. Wahrscheinlich hängt das mit der besonders schmalen Stirn dieser Gattung zusammen. Bei *Protaulacigaster* steht die vordere Frontorbitalborste weit von der oberen entfernt am Vorderrand der Stirn. Offenbar ist sie bei den rezenten Arten nach oben verschoben worden.

Als abgeleitetes Merkmal der rezenten Aulacigastridae habe ich 1958 (Merkmal 4) auch das Vorhandensein von Vibrissen genannt. Bei *Protaulacigaster* ist keine Spur von Vibrissen vorhanden. Es sind am Backenrande höchstens (nicht genau zu erkennen) einige sehr feine und kurze Härchen vorhanden. Wahrscheinlich sind auch bei *Aulacigaster* keine echten Vibrissen vorhanden, sondern nur einige verlängerte und verstärkte

Borsten auf den Backen (vgl. Textfig. 4 bei DUDA 1934). Bei *Schizochroa,* bei der ich ebenfalls von „Vibrissen" gesprochen habe, sind diese Borsten viel kürzer und schwächer als bei *Aulacigaster.*

Die „Mundöffnung" (abgeleitetes Merkmal Nr. 5 bei HENNIG 1958) ist auch bei *Protaulacigaster* groß. Ihr Vorderrand springt bei *Aulacigaster* im Profil weiter vor als der Vorderrand der Stirn. Der Clypeus liegt hier unter dem Rande der „Mundöffnung". Bei *Protaulacigaster* springt der Clypeus und wahrscheinlich der mittlere Teil der Praefrons (des „Untergesichtes") deutlich vor. Leider ist gerade dieser Teil des Kopfes bei dem einzigen vorliegenden Tier nicht genau erkennbar. Es ist möglich, daß hier eine Vorstufe der für die rezenten Arten so charakteristischen Stauchung des Untergesichtes vorliegt.

DUDA (1934) nennt die Taster bei *Aulacigaster* „fädig, braun". In Wirklichkeit sind es sehr kurze weißliche Läppchen. Bei *Protaulacigaster* haben sie anscheinend ihre normale Länge und Form. Leider habe ich über die Taster von *Schizochroa* keine Angaben gemacht.

Auffällig bei *Protaulacigaster* sind die nach hinten verlängerten und zugespitzten, behaarten Labellen. DUDA spricht bei *Aulacigaster* von „rübenförmigen, zugespitzten, weißlich behaarten Labellen".

Nach FREY (1921), der leider *Aulacigaster* nicht untersucht hat, sind die Labellen bei den Asteiidae (nur eine Art der Gattung *Asteia* untersucht) „langgestreckt, unten zipfelförmig verlängert". Bei den Anthomyzidae nennt FREY die Labellen „ungewöhnlich groß, vielmal höher als breit". Eine sorgfältige vergleichende Untersuchung des Rüssels bei allen diesen problematischen Familien wäre vielleicht vielversprechend. Ein unaufgeklärtes Kapitel ist auch der Bau der Fühler. Bei den Anthomyzidae und Opomyzidae sind die Fühler nach unten gerichtet. Das 3. Fühlerglied hat eine sehr charakteristische Form. Ich halte das für ein wichtiges, abgeleitetes Merkmal (siehe auch S. 178). Auch bei *Protaulacigaster* ist das 3. Fühlerglied nach unten gerichtet und ziemlich groß. Leider sind die Fühler hier etwas mazeriert und eng an das vermutlich postmortal geschrumpfte und eingefallene Untergesicht gedrückt. Bei *Aulacigaster* (siehe Textfig. 4 bei DUDA 1934) sind die Fühler nach vorn gerichtet, das 3. Glied ist verhältnismäßig klein und rundlich, aber nach DUDA besitzt es die „Andeutung einer Oberecke". Bei *Schizochroa* hat das 3. Fühlerglied eine eigenartige Form. Es ist hier deutlich höher als lang. Ich halte es für möglich, daß die Fühler bei den rezenten Aulacigastridae sekundär nach vorn gerichtet und das 3. Glied sekundär rundlich geworden ist. Grund für diese Veränderung könnte die Vorwölbung des Mundrandes und die Stauchung des Untergesichtes sein. Hinweise könnte man in den Resten einer „Oberecke" und auch eines Ausschnittes am Oberrande des 2. Gliedes sehen. Wenn sich das bestätigen sollte, so könnte das ein Hinweis auf nähere Verwandtschaft mit den Anthomyzidae sein! *Protaulacigaster* hat möglicherweise noch die ursprünglichen nach unten gerichteten Fühler. Hoffentlich findet man einmal ein besser erhaltenes Exemplar.

Das 1. Glied der Fühlerborste von *Aulacigaster* nennt DUDA „sehr kurz", das 2. „länglich, doch dünn", das 3. „sehr dünn und kurz pubeszent". Diese Beschreibung könnte auch für *Protaulacigaster* gelten. Die Feinheit der Fühlerborste ist auffällig.

Als abgeleitete Merkmale des Flügels (Merkmale Nr. 6—8) habe ich 1958 die Costabruchstelle an der Mündung von sc, das Fehlen der Basalquerader (tb) und die Verkürzung der Analader genannt. Alle diese abgeleiteten Merkmale fehlen bei *Protaulacigaster.* Ursprünglicher als die rezenten Arten ist diese Gattung auch in der Stellung der ta. Diese ist bei *Aulacigaster* und bei *Schizochroa* sehr nahe an die Stelle herangeschoben, an der r_{4+5} von r_{2+3} abzweigt. Das ist bei *Protaulacigaster* noch nicht der Fall. Leider sind gerade die Flügel bei dem einzigen vorliegenden Tier sehr schlecht erhalten. Es scheint aber doch außer Zweifel zu stehen, daß sie in den angegebenen Merkmalen ursprünglicher sind als die rezenten Arten. Nach alledem kann man *Protaulacigaster* nur in die Stammgruppe der Aulacigastridae stellen.

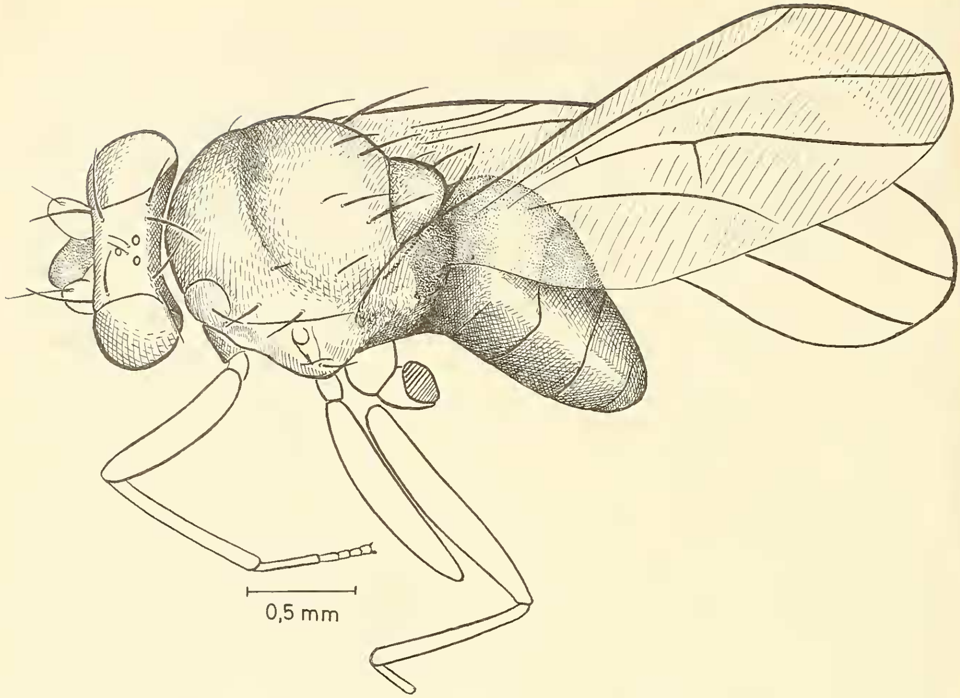


Abb. 237. *Protaulacigaster electrica* n. sp. Holotypus, ♂. Habitus.

Protaulacigaster electrica **novum genus, nova spec.** (Abb. 237—243)

Holotypus: 1 ♂ Palaeontolog. Institut der Universität Bonn.

Der Holotypus ist leider nicht sehr gut erhalten. Einzelne Glieder der Beine sind voneinander gelöst, und einzelne Teile des Körpers sind von Luftspalten und Schmutzpartikeln verdeckt. Vor allem aber sind die beiden Lamellen beider Flügel durch Luft voneinander getrennt, so daß die Flügel nicht ihre natürliche Form haben. Die Basalabschnitte, in denen die Luft fehlt, sind so durchsichtig, daß der Verlauf des Geäders nur mit größter Mühe einigermaßen zu erkennen ist. Trotzdem ist es möglich, alle entscheidenden Merkmale festzustellen, so daß an der Zuordnung der Tiere zu den Aulacigastridae wohl kein Zweifel bestehen kann.

Kopf (Abb. 238, 240) und Augen höher als lang. Der obere Hinterkopf ist stark konkav, die Scheitelkante tief ausgerandet. Die ziemlich kleinen Ozellen stehen hoch an der Scheitelkante. Am Vorderrande ist die Stirn stark nach unten gewölbt. Das ist aber anscheinend zum Teil darauf zurückzuführen, daß das Untergesicht (die Praefrons) stark eingefallen ist. In diesem eingefallenen Teil des Gesichtes liegen auch die Fühler, deren Bau daher nicht genau festzustellen ist. Das 3. Fühlerglied scheint groß zu sein. Die sehr dünne Fühlerborste ist nackt oder (nicht genau zu erkennen) sehr kurz behaart. Die Ozellarborsten (oc) sind ziemlich kurz und schwach, aber deutlich stärker entwickelt als bei *Aulacigaster*. In starkem Gegensatz dazu stehen die sehr langen und kräftigen vte, vti und 2 ors. Die vordere Frontorbitalborste (or) steht nahe am Vorderrande der Stirn und ist etwas nach innen gebogen. Weit von ihr entfernt steht die obere, nach hinten gebogene Frontorbitalborste. Postvertikalborsten fehlen. Die Mundöffnung ist groß; die Mitte der Praefrons und der Clypeus sind nach vorn gewölbt. Die Backen sind ziemlich breit. Backenborsten oder Vibrissen sind nicht zu erkennen. Palpen nicht verkürzt, offenbar von normaler Länge und Form, ohne Borsten. Die Labellen sind deutlich nach hinten verlängert, behaart.

Thorax (Abb. 239, 241) kurz und gewölbt. Auf dem Mesonotum und Scutellum sind vorhanden: 1 h, 1 prs (sehr kurz), 2 n, 1 sa, 1 sehr lange und kräftige pa (die äußere)

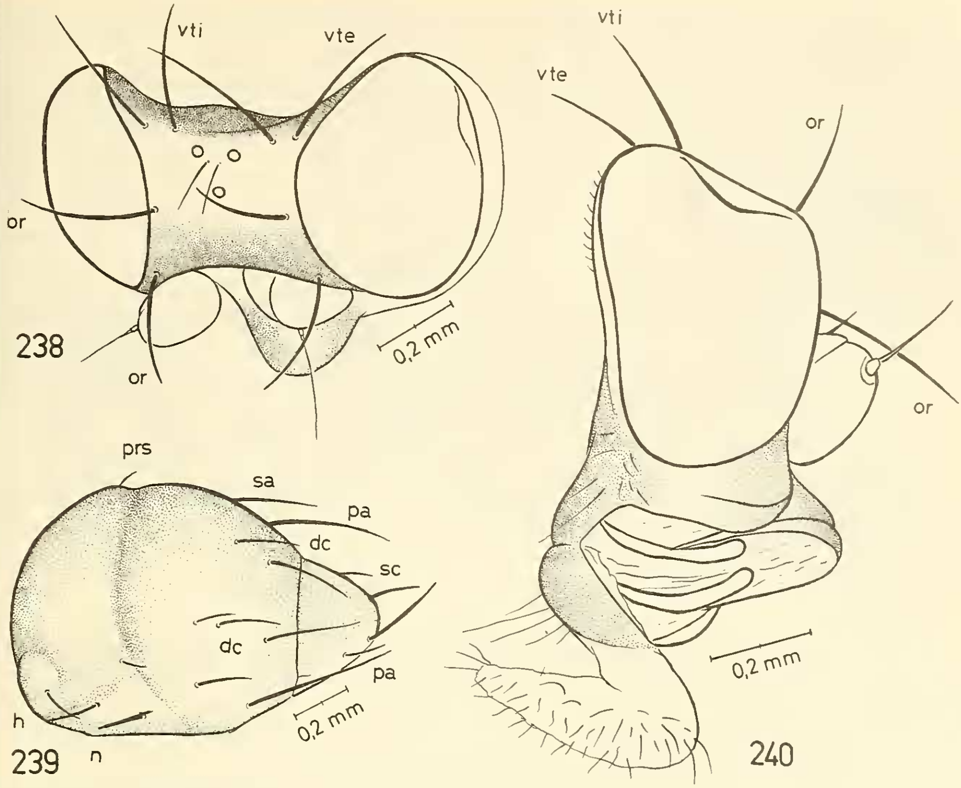


Abb. 238—240. *Protaulacigaster electrica* n. sp. Holotypus. 238: Stirn (Schrägaufsicht); 239: Thorax (Schrägaufsicht); 240: Kopfprofil (etwas schräg von unten).

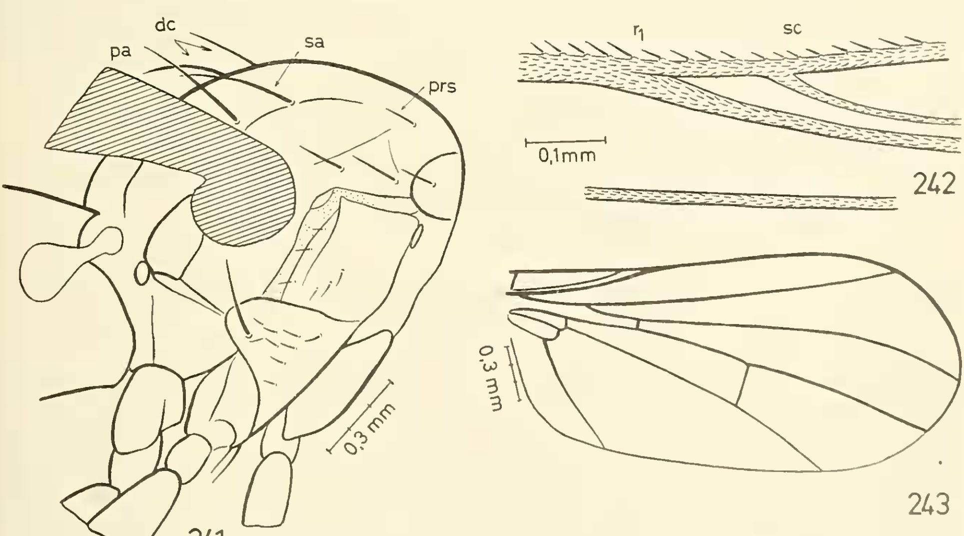


Abb. 241—243. *Protaulacigaster electrica* n. sp. Holotypus. 241: Thorax (Seitenansicht); 242: Costa und Endabschnitte von sc und r_1; 243: Flügel (ungenau; nur als ungefähre Skizze der wichtigsten Merkmale zu werten; siehe Text S. 164).

und 2 Paar sc (die lateralen viel kürzer und schwächer als die konvergierenden apikalen). Rechts sind 2, links 3 dc (die vordere sehr kurz) vorhanden.

Eine Propleuralborste ist nicht zu erkennen. Die Mesopleura ist in der Nähe des Hinterrandes behaart, besitzt aber keine eigentlichen Mesopleuralborsten. Sternopleura mit 1 Sternopleuralborste. Die natürliche Form des Flügels (Abb. 242, 243) ist nicht zu erkennen. Auch das Geäder ist nicht in allen Einzelheiten mit der wünschenswerten Deutlichkeit zu verfolgen. Sc und r_1 bis zur Mündung getrennt. Es ist keine Costabruchstelle zu erkennen. r_1 nackt. Die Form der Flügelspitze ist besonders stark verändert. Es scheint, daß r_{2+3} und r_{4+5} am Ende viel stärker divergieren als bei den rezenten Arten, bei denen die Mündungen von r_{2+3} und r_{4+5} nicht weiter voneinander entfernt sind als die von r_{4+5} und m_1. Die vordere Querader (ta) liegt etwa unter der Mündung von r_1 (schwer zu erkennen). Die hintere Querader (tp) ist sehr schwer zu erkennen. Sie scheint etwas schräg gestellt und kürzer zu sein als der Endabschnitt von m_4. Eine Basalquerader (tb) scheint vorhanden zu sein. Vordere und hintere Basalzelle also getrennt. Die Analader glaube ich bis zum Rande des Flügels verfolgen zu können. Es ist aber wie in ähnlichen Fällen sehr schwer zu entscheiden, ob der Endabschnitt als wirkliche Ader oder nur als Falte ausgebildet ist. Auf jeden Fall scheint er deutlicher zu sein als bei den rezenten Arten. Vom Hinterrande des Axillarfeldes und von der Alula ist nichts zu erkennen.

Abdomen kurz und breit, besonders an der Wurzel, ähnlich wie bei der Gattung *Aulacigaster*.

Beine ohne Borsten oder sonstige Besonderheiten. An allen Schienen scheinen sowohl dorsale Praeapikalborsten und Endsporne ebenso wie alle sonstigen Borsten zu fehlen.

Körperlänge: etwa 2,7 mm.

Familie **Anthomyzidae**

Es läßt sich leider nicht mit Sicherheit feststellen, ob die beiden nachstehend beschriebenen Arten wirklich nahe miteinander verwandt sind und ob ihre nächsten Verwandten wirklich die Anthomyzidae sind. Das liegt zum Teil daran, daß die Anthomyzidae zu den am schlechtesten bekannten Acalyptraten-Familien gehören und daß ihre Verwandtschaftsbeziehungen bisher nicht mit Sicherheit bekannt sind. Ihre Grundplanmerkmale sind bisher niemals klar herausgearbeitet worden, so daß selbst über die Umgrenzung der Familie Unsicherheit herrscht (vgl. Hennig 1958).

Besonders bedauerlich ist es, daß die Stellung der rezenten Anthomyzidae zu den Opomyzidae und zu den in Neuseeland und Chile verbreiteten Gattungen (nach Malloch 1933: Untergattungen) *Teratomyza* und *Teratoptera* noch umstritten ist.

Anthomyzidae und Opomyzidae sind oft für nahe verwandt gehalten worden. Ich habe aber (1958, p. 635) darauf hingewiesen, daß sich diese Annahme mit den bisher bekannten Merkmalen nicht sicher begründen läßt.

Für die von mir früher (1958) bezweifelte Zugehörigkeit der Gattungen *Teratomyza* und *Teratoptera* zum Verwandtenkreis der Anthomyzidae spricht wohl die (von Malloch beschriebene) Ausbildung der Fühler. Beide Gattungen, die im übrigen auch stark abgeleitete (autapomorphe) Merkmale besitzen, sind mindestens in der Ausbildung der Analader (cu_{1b} + 1 a) ursprünglicher als alle anderen bekannten Anthomyzidae und Opomyzidae. Bei diesen ist die Analader stets verkürzt. Nur bei manchen Opomyzidae erreicht sie wenigstens als Falte den Hinterrand des Flügels (vgl. Fig. 273 bei Hennig 1958). Danach ist es nicht ausgeschlossen, daß zwischen *Teratomyza* — *Teratoptera* einerseits und den übrigen Anthomyzidae (vielleicht besser: den übrigen Anthomyzidae + Opomyzidae?) andererseits ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Aber auch das ist bisher nicht mehr als eine Denkmöglichkeit.

Die Frage, in welchem Verwandtschaftsverhältnis die im Bernstein gefundenen Arten zu dem mutmaßlichen Verwandtenkreis der Anthomyzidae stehen könnten, stellt sich für die beiden nachstehend beschriebenen Arten auf Grund ihrer Merkmale etwas verschieden. Sie muß daher für die beiden Arten getrennt besprochen werden.

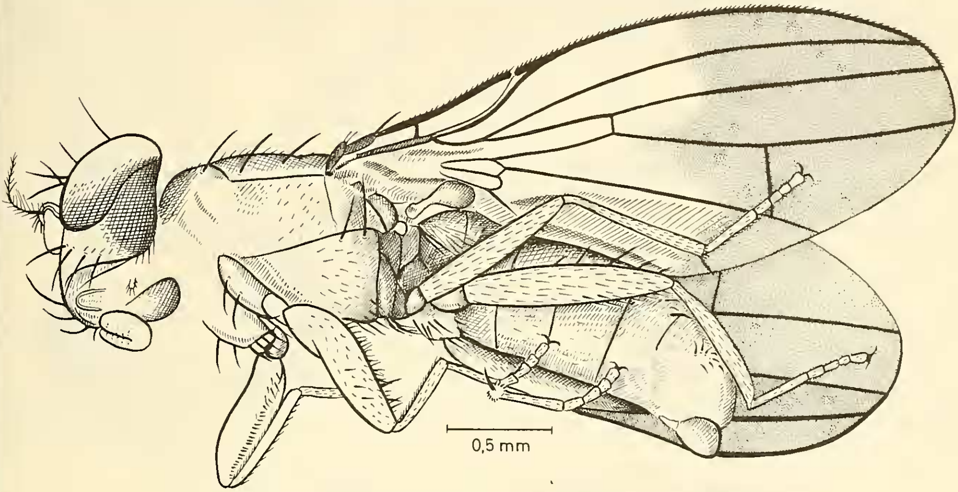


Abb. 244. *Anthoclusia gephyrea* n. sp. Holotypus, ♂. Habitus.

Anthoclusia gephyrea **novum genus, nova spec.** (Abb. 244—252)

Holotypus: 1 ♂ ohne Nummer, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Das nachstehend beschriebene Tier macht auf den ersten Blick den Eindruck einer kleinen Clusiide. Es weicht aber durch den Bau der Fühler von allen bekannten rezenten und fossilen Arten dieser Familie ab (Abb. 247): Das 3. Fühlerglied ist nach unten gerichtet und oval; das 2. Fühlerglied ist kappenförmig, am Außenrande wohl etwas bauchig, aber nicht dreieckig vorgezogen wie bei den Clusiidae. Darin und in der Fiederung der Fühlerborste stimmt *Anthoclusia* eher mit den Anthomyzidae als mit den Clusiidae überein. Auch der geringe Abstand, der zwischen den Mündungen von r_{4+5} und m_1 liegt (Abb. 250), kommt bei den Anthomyzidae, nicht aber bei den Clusiidae vor. Größere Übereinstimmung mit den Anthomyzidae als mit den Clusiidae besteht auch in der Beborstung des Thorax (Abb. 248, 249: Fehlen der Mesopleuralborste, Vorhandensein von nur 1 Paar lateralen Scutellarborsten) und im völligen Fehlen der dorsalen Praeapikalborsten an allen Schienen. Dieses zuletzt genannte Merkmal kommt allerdings auch bei abgeleiteten Clusiidae vor.

Abweichend von den rezenten Anthomyzidae ist das Vorhandensein von 4 kräftigen Frontorbitalborsten, von denen die vordere nach innen geneigt ist (Abb. 245, 246). Vielleicht ist es im Hinblick auf dieses Merkmal nicht unwichtig, daß bei manchen rezenten Anthomyzidae vor den beiden kräftigen reklinaten ors eine sehr kurze und schwache 3. Frontorbitalborste vorhanden ist, deren Spitze ein wenig mehr nach innen gerichtet ist. Man könnte ohne Schwierigkeiten annehmen, daß bei den unmittelbaren Vorfahren der rezenten Anthomyzidae 3 Frontorbitalborsten vorhanden waren, von denen die vorderste nach innen geneigt war. Zu dieser Annahme würde es gut passen, daß auch bei anderen Bernsteinfossilien zahlreichere Frontorbitalborsten vorhanden sind als bei ihren rezenten Verwandten. Außerdem ist es möglicherweise bedeutungsvoll, daß auch bei den Familien, die in den weiteren Verwandtenkreis der Anthomyzidae zu gehören scheinen (Clusiidae, Odiniidae, Agromyzidae, Chyromyidae), nach innen geneigte Frontorbitalborsten vorkommen.

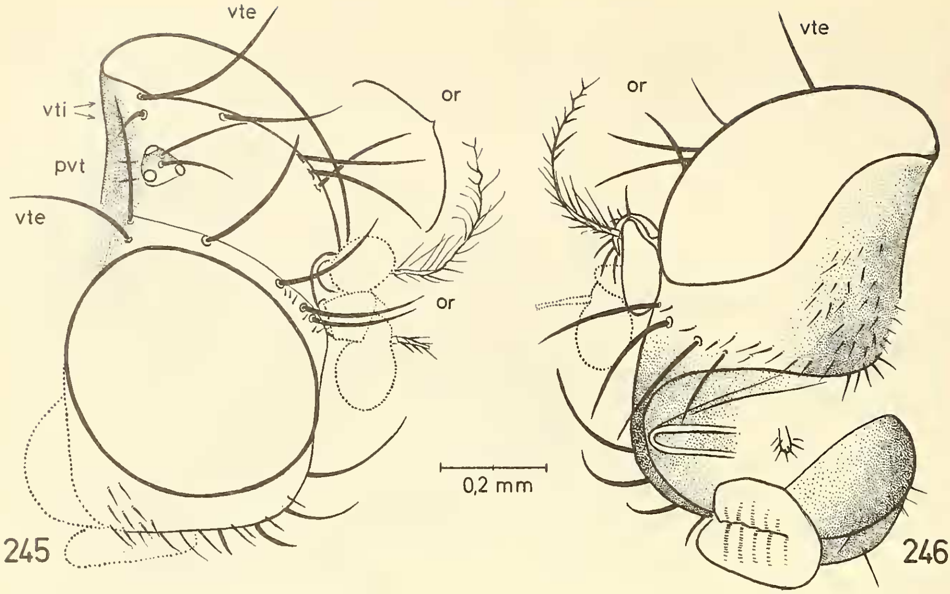


Abb. 245 und 246. *Anthoclusia gephyrea* n. sp. Holotypus, ♂. Kopf.

Weniger wichtig scheint es mir, daß bei *Anthoclusia* leicht divergierende pvt vorhanden sind (Abb. 245), während bei den rezenten Anthomyzidae meist konvergente pvt vorkommen. Aber divergierende pvt besitzen auch die Gattungen *Stenomicra* (vgl. Fig. 249 bei Hennig 1958) und (mir unbekannt) *Anomalochaeta* (Opomyzidae). Vielleicht darf man daraus schließen, daß divergierende pvt zum Grundplan der Anthomyzidae gehören und daß Konvergenz der pvt erst später in der Entwicklung dieser Gruppe aufgetreten ist. Auf jeden Fall scheint bei Familien mit sehr schwach ausgebildeten und auf den Hinterkopf verschobenen pvt deren Richtung keine sehr große systematische Bedeutung zu haben. Das zeigt sich z. B. auch bei den Ephydridae und Chloropidae.

Bei den rezenten Anthomyzidae sind nach Malloch (1933) 1 oder 2 posteroventrale Borsten der Vorderschenkel fast ausnahmslos („almost invariably") stärker als die übrigen. *Anthoclusia* hat dagegen gleichmäßig beborstete und bedornte Vorderschenkel. Sie gleicht darin eher den Clusiidae. Aber auch bei der Gattung *Amygdalops* (Anthomyzidae: Seychellen und Ostafrika) weicht die Beborstung der Vorderschenkel nicht sehr stark von *Anthoclusia* ab.

Abweichend von den meisten rezenten Anthomyzidae ist die Beborstung der Backen (Abb. 245, 246). Hier sind 4 annähernd gleichmäßig kräftige Borsten im vorderen Abschnitt der Backen vorhanden, während bei den rezenten Arten im allgemeinen hinter der kräftigen Vibrisse nur kurze und schwache Borsten am Unterrande der Backen stehen. Von der aus Neuseeland beschriebenen Gattung *Teratomyza* gibt aber Malloch (1933) an: "lower edge of gena with two or more well-developed bristles, anterior one almost in vertical line with the strong one close to anterior lower margin of eye". Hier scheinen die Borsten also ähnlich ausgebildet zu sein wie bei *Anthoclusia*. Dasselbe gilt aber auch für die schon erwähnte Gattung *Amygdalops*.

Ein Merkmal, in dem *Anthoclusia* von den Anthomyzidae abweicht, ist die Stellung der hinteren Querader (tp) des Flügels. Sie steht ziemlich nahe am Flügelrande und ist daher länger als der Endabschnitt von m_4. Bei allen mir bekannten Anthomyzidae dagegen liegt tp vom Flügelrande ziemlich weit entfernt und ist kürzer als der Endabschnitt

von m_4. Dieses Merkmal ist vielleicht deswegen bedeutungsvoll, weil es auch bei den Chyromyidae, Aulacigastridae und Asteiidae vorhanden ist. Man möchte daher annehmen, daß es zum Grundplan eines größeren Verwandtenkreises gehört. Unter den Bernsteinfossilien besitzen es auch *Gephyromyiella, Protaulacigaster* und *Protanthomyza.* Nahe am Flügelrande steht die tp nur bei den Opomyzidae. Es gibt aber sonst keine Anhaltspunkte für die Annahme näherer Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Anthoclusia* und den Opomyzidae.

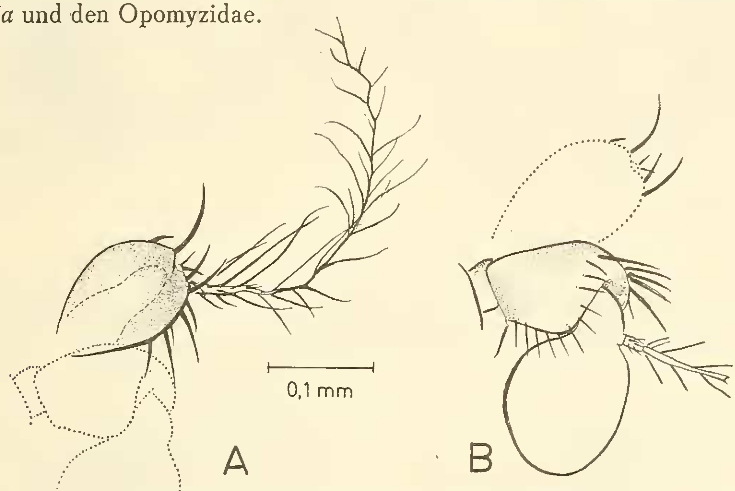
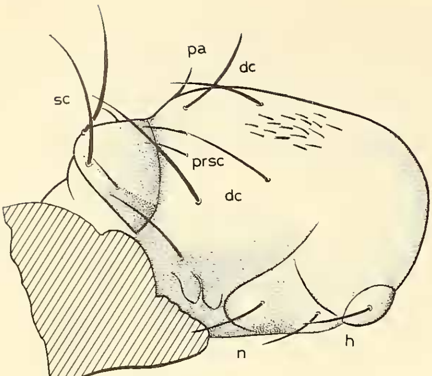


Abb. 247. *Anthoclusia gephyrea* n. sp. Holotypus, ♂.
A: Linker Fühler von oben; B: Rechter Fühler von außen.

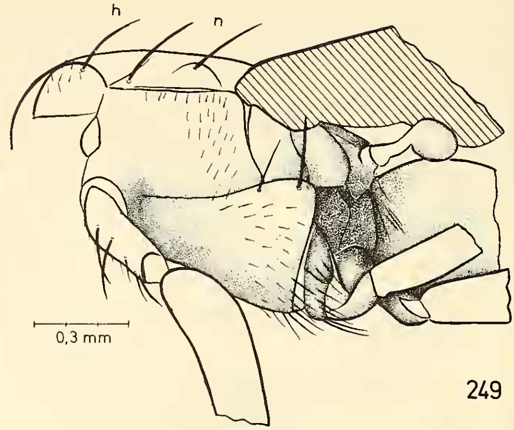
Merkwürdig ist auch das Vorhandensein einer deutlichen Costabruchstelle. An sich stimmt *Anthoclusia* in diesem Merkmal mit den rezenten Anthomyzidae besser überein als *Protanthomyza.* Andererseits ist aber bemerkenswert, daß alle anderen Bernsteinfossilien, die in den weiteren Verwandtenkreis der Anthomyzidae zu gehören scheinen *(Gephyromyiella, Protaulacigaster, Protanthomyza),* keine Costabruchstelle besitzen.

Man kann nur hoffen, daß eine künftige sorgfältige Durcharbeitung des Verwandtenkreises der Anthomyzoidea die Voraussetzungen für eine sichere Beurteilung der Stellung von *Anthoclusia* schaffen wird.

♂: Kopf (Abb. 245, 246) und Augen höher als lang; der hintere untere Augenrand nach vorn zurückweichend. Backen verhältnismäßig breit. Scheitelplatten bis zum Vorderrande der Stirn entwickelt. Mittelstrieme der Stirn ohne jede Behaarung. Die hinteren Ozellen liegen hart an der scharf ausgeprägten Scheitelkante. Hinter dieser fällt der Hinterkopf steil ab; er ist etwas konkav eingebuchtet. Vte, vti und oc kräftig und lang; die Spitzen der vti sind gekreuzt. Die hinter der Scheitelkante stehenden pvt sind außerordentlich kurz und fein, mit den Spitzen leicht divergierend. Jederseits 4 lange und kräftige Frontorbitalborsten; die Stellung der beiden vorderen ist etwas gestört, doch läßt sich einwandfrei erkennen, daß das vorderste Paar etwas nach innen gekrümmt ist. Das 2. (vom Vorderrand der Stirn aus gezählte) Paar scheint deutlicher nach oben, mit der Spitze aber vielleicht ebenfalls etwas nach innen gekrümmt gewesen zu sein. Am Vorderrande der breiten Backen steht eine Reihe von 4 bogenförmig angeordneten langen und kräftigen Borsten. Nur vom linken Palpus ist die Spitze zu erkennen. Danach scheinen die Palpen fadenförmig (jedenfalls nicht sichelförmig wie bei den Clusiidae) zu sein. Das 3. Fühlerglied ist oval, nach unten gerichtet. Die Länge seiner Behaarung ist nicht zu erkennen. Das 2. Fühlerglied ist etwas kappenförmig über die Wurzel des 3. gewölbt, am Endrande mit einer Anzahl kräftiger Borsten (Abb. 247). Fühlerborste beiderseits lang gefiedert.



248



249

Abb. 248 und 249. *Anthoclusia gephyrea* n. sp. Holotypus. 248: Thoraxrücken, schräg von oben; 249: Thorax von der Seite. Meso- und Sternopleura durch Trübungen verschleiert. Die Darstellung der nur undeutlich erkennbaren Behaarung ist daher nicht sehr genau.

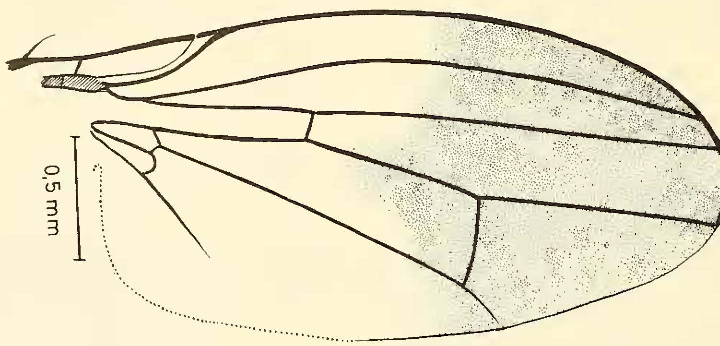


Abb. 250. *Anthoclusia gephyrea* n. sp. Holotypus. Flügel.

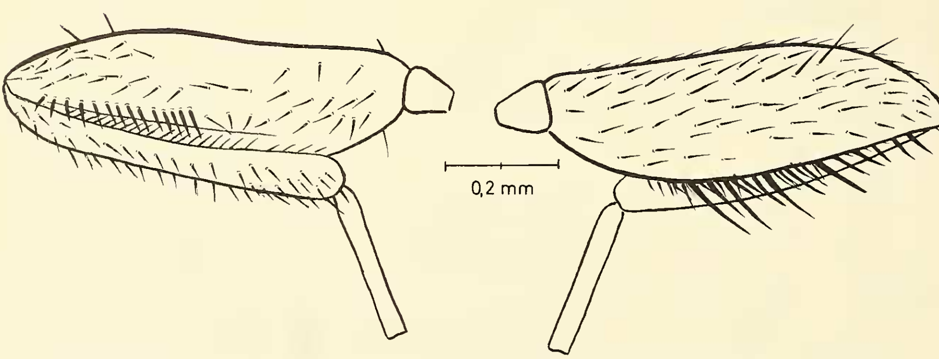


Abb. 251. *Anthoclusia gephyrea* n. sp. Holotypus. Vorderbein von innen (links) und außen (rechts).

Thorax (Abb. 248, 249) mit 1 h, 2 n, 1 sehr schwach entwickelten sa, 2 pa, von denen die innere nur als winziges Härchen entwickelt ist, 2 dc, 1 prsc und 2 (Paar) sc, von denen das laterale Paar viel kürzer und schwächer ist als das apikale. Eine prs ist nicht vorhanden. Die Propleuren und das Prosternum sind durch weißliche Trübungen

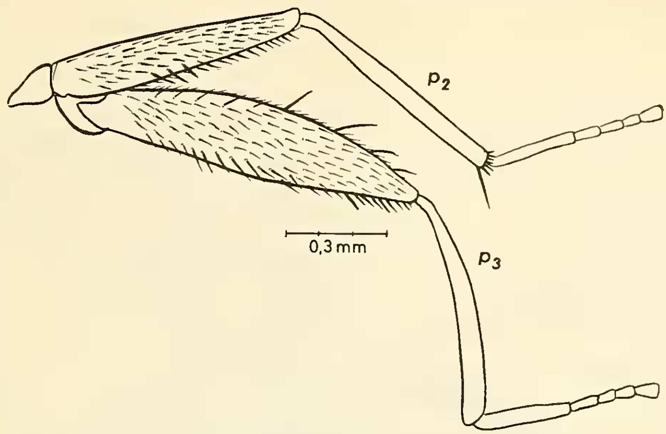


Abb. 252. *Anthoclusia gephyrea* n. sp. Holotypus. Mittel- und Hinterbeine.

verhüllt. Meso- und Sternopleura behaart, Pteropleura nackt. Mesopleura ohne kräftige Borste. Sternopleura am oberen Rande mit 2 Borsten, von denen die vordere kürzer und schwächer ist als die hintere.

Der Flügel (Abb. 250) ist breiter als anscheinend bei allen rezenten Anthomyzidae. Die sc ist bis zur Mündung deutlich, aber blaß. Die Costabruchstelle an der Mündung von sc ist deutlich. Endabschnitt von r_1 ein wenig gegen sc gebogen. Der Abstand der Mündungen von r_{2+3} und r_{4+5} ist geringer als der zwischen den r_{4+5} und m_1 wie bei vielen rezenten Anthomyzidae. Analzelle etwas bauchig begrenzt: cu_{1b} rückläufig. Die Analader (cu_{1b} + 1a) erreicht den Flügelrand nicht. Vordere Basalzelle geschlossen (tb vorhanden). Die beiden distalen Queradern (ta und tp) weit voneinander entfernt.

Vorderschenkel (f_1) verdickt, auf der Vorderseite in der Endhälfte mit einer Reihe kurzer, kräftiger anteroventraler Dörnchen, auf der Hinterseite mit einer vollständigen Reihe längerer und kürzerer, zum Teil dornartiger Posteroventralborsten. Die auf der Innenseite ebenfalls bedörnelten t_1 können zwischen diese beiden Borstenreihen gelegt werden (Abb. 251). Alle Schienen ohne dorsale Praeapikalborsten.

Im Abdomen scheinen 2 praegenitale Tergitkomplexe (6. und 7. + 8. Tergit) und freie Paraboli vorhanden zu sein. Das ist aber nicht mit völliger Sicherheit zu erkennen.

Vom Zeichnungscharakter ist zu erkennen, daß der Thorax auf der Oberseite dunkler war als auf den Pleuren wie bei vielen rezenten Anthomyzidae und Clusiidae. Flügel in der Endhälfte gebräunt. Hier sind auch die Adern intensiv braun. In der Proximalhälfte des Flügels sind sie hell.

Körperlänge: 3,5 mm.

Protanthomyza collarti **novum genus, nova spec.** (Abb. 253—262)

Holotypus: 1 ♂ ohne Nummer, Museum Brüssel.

Paratypus: 1 ♂ Nr. Ar 1299/6, geolog.-paläontolog. Institut der Universität Tübingen.

Protanthomyza stimmt in mancher Hinsicht besser mit den rezenten Anthomyzidae überein als *Anthoclusia*. Das gilt für den Habitus, der an die rezenten Anthomyzidae, nicht aber an die Clusiidae erinnert, für die konvergierenden pvt, die 3 Paar nach oben gerichteten Frontorbitalborsten, den einzelnen kräftigen Dorn auf der Unterseite des Vorderschenkels und für die verkürzte Analader.

In einigen anderen Merkmalen aber stimmt *Protanthomyza* weniger mit den rezenten Anthomyzidae überein als *Anthoclusia:* An der Mündung von sc ist keine deutliche Costabruchstelle zu entdecken, und die Mesopleura trägt am Hinterrande kräftigere Borsten wie sie bei den Opomyzidae, nicht aber bei den rezenten Anthomyzidae vorkommen.

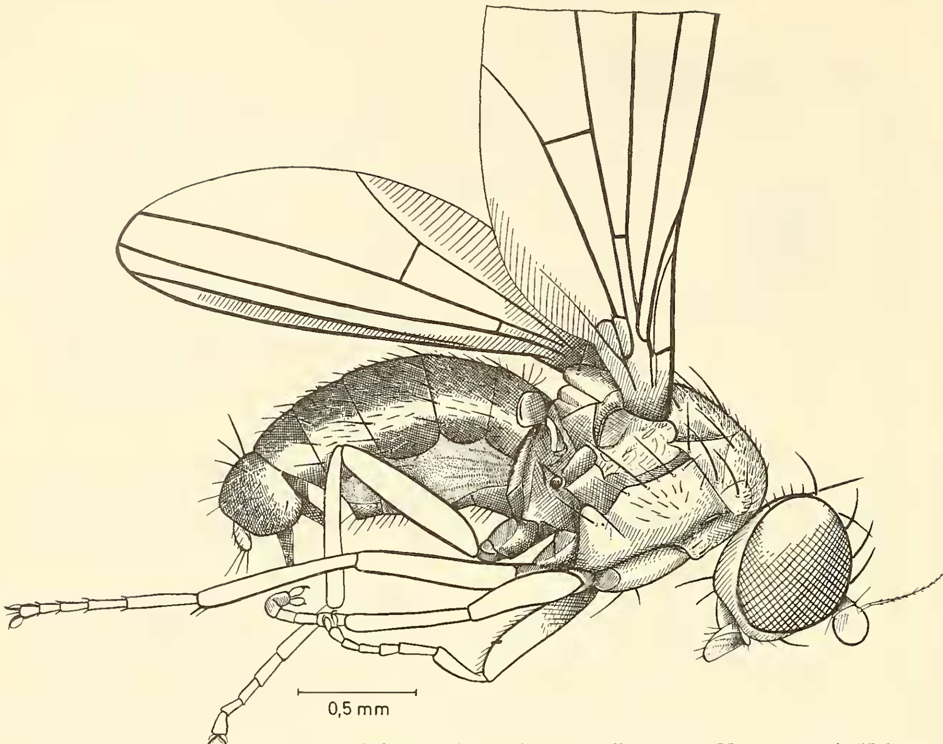


Abb. 253. *Protanthomyza collarti* n. sp. Holotypus, ♂. Habitus.

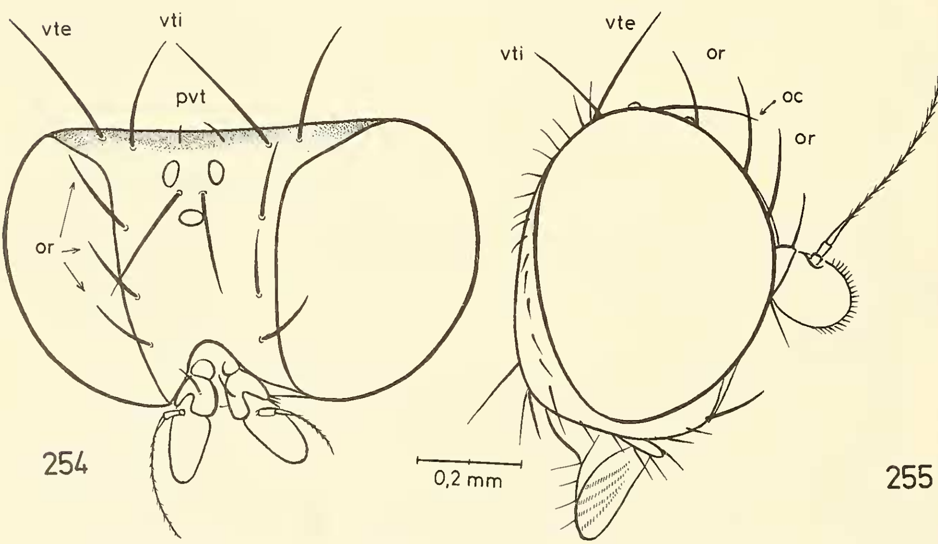


Abb. 254 und 255. *Protanthomyza collarti* n. sp. ♂. 254: Kopf (Stirnansicht) des Paratypus; 255: Kopfprofil des Holotypus.

Obwohl *Protanthomyza* im ganzen gesehen viel deutlicher an die rezenten Anthomyzidae erinnert als *Anthoclusia,* sind ihre genaueren Verwandtschaftsbeziehungen zur Zeit ebenso wenig sicher zu bestimmen wie bei dieser Gattung.

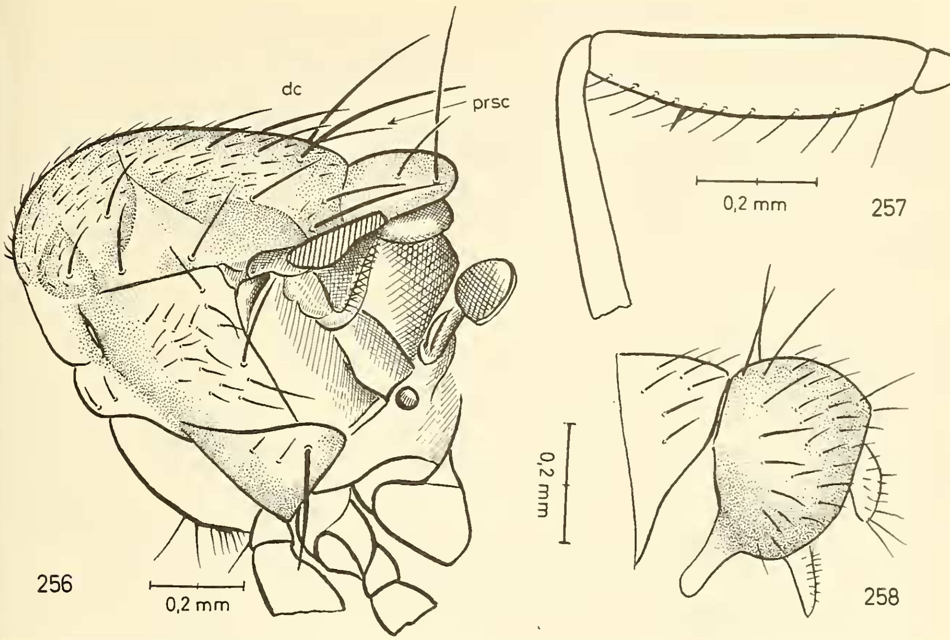


Abb. 256—258. *Protanthomyza collarti* n. sp. Holotypus, ♂. 256: Thorax (Seitenansicht); 257: Linkes Vorderbein, von hinten (außen) gesehen; 258: Hypopygium.

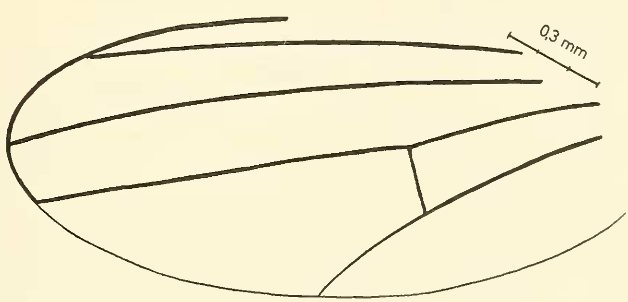


Abb. 259. *Protanthomyza collarti* n. sp. Holotypus. Flügel.

♂: Kopf (Abb. 254, 255) und Augen höher als lang. Wangen und Backen sehr schmal. Die deutlich ausgebildete Vibrisse ist die vorderste und oberste in einer Reihe von kürzeren und feineren Borsten, die am vorderen Backenrande stehen. Augen nackt. Das Ozellendreieck liegt hoch an der Scheitelkante. Die konvergierenden pvt stehen auf dem abgeflachten Hinterkopf. Beim Paratypus sind die pvt schwächer ausgebildet als beim Holotypus. Ihre Spitzen kreuzen sich auch nicht wie bei diesem, sondern sind nur leicht konvergent. Außerdem sind an Stirnborsten vorhanden: vte, vti, oc und 3 nach oben gebogene ors von ganz gleicher Stärke. Fühlerborste kurz behaart. Das 3. Fühlerglied ist kurz oval. Die Fühler sind nicht deutlich nach unten gerichtet. Das 2. Glied ist aber oben verhältnismäßig tief eingeschnitten. Vielleicht kann das als Vorstufe für die Fühlerbildung der rezenten Anthomyzidae und Opomyzidae angesehen werden.

Thorax (Abb. 256) mit 1 h, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 3 postsuturalen dc, 1 prsc und 2 (Paar) sc. Das hinterste Paar der dc ist wesentlich länger und kräftiger als die beiden

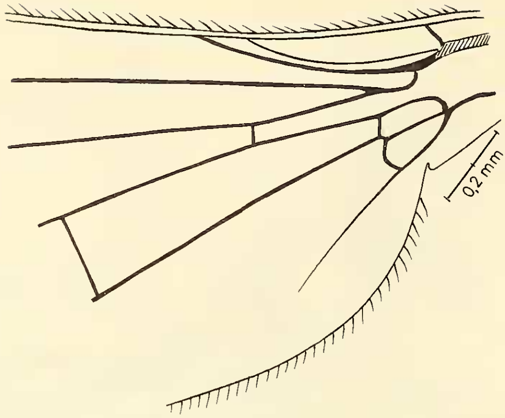


Abb. 260. *Protanthomyza collarti* n. sp. Holotypus. Flügelbasis

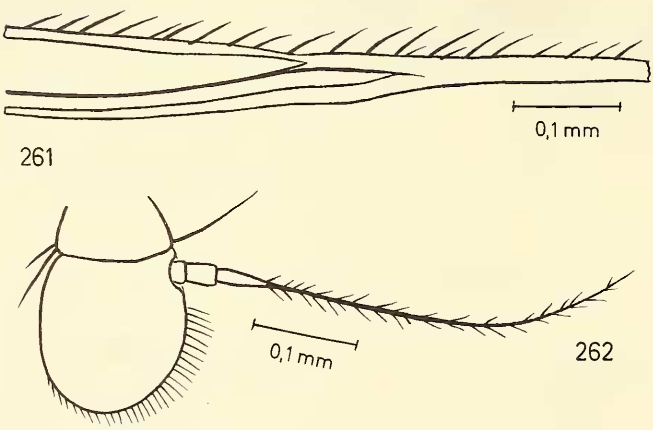


Abb. 261 und 262. *Protanthomyza collarti* n. sp.
261· Vorderrand des Flügels, Paratypus; 262: Fühler des Holotypus.

vorderen Paare. Beim Paratypus sind auf der rechten Körperseite im ganzen 4 dc vorhanden. Das 2. Paar (von hinten her gezählt) ist zwar deutlich, aber nicht sehr viel kürzer und schwächer als das hinterste Paar. Die beiden vorderen Paare sind auch auf der rechten Körperseite kurz und schwach und gleichen denen der linken Körperseite.

Die apikalen sc sind viel länger und kräftiger als die lateralen. Eine kurze und schwache Propleuralborste ist vorhanden. Hinter ihr steht noch eine 2. ganz ähnlich ausgebildete Borste. Sterno- und Mesopleura behaart. Sternopleura mit einer langen und kräftigen Sternopleuralborste in der Nähe des hinteren Oberrandes. Am Hinterrand der Mesopleura steht eine Reihe von Borsten, die etwas länger und kräftiger sind als die übrigen. Besonders lang und kräftig ist eine Borste dieser Reihe, die etwas unterhalb der Mitte steht.

Vom Flügel (Abb. 259, 260) fehlt beim Holotypus der Endabschnitt. Auch der linke Flügel ist am Costalrande angeschliffen. Die Mündungen von sc und r_1 liegen verhältnismäßig dicht nebeneinander. Eine Costabruchstelle ist nicht zu erkennen. Nach dem Flügel des Paratypus zu urteilen, scheint sie tatsächlich zu fehlen. Die Costa ist aber an

der Stelle, an der sie liegen müßte, am schwächsten ausgebildet (Abb. 260). Die Costa ist bis zur Mündung von m_1 deutlich ausgebildet. Die hintere Querader (tp) liegt ziemlich weit vom Flügelrande entfernt: der letzte Abschnitt von m_4 ist nicht ganz doppelt so lang wie tp. Die Analzelle hat bei beiden Tieren die in Abb. 260 dargestellte Form. Die Analader erreicht den Flügelrand nicht, doch ist nicht mit Sicherheit zu erkennen, wo sie endet. Eine Alula ist bei keinem der Flügel zu erkennen. Sie scheint überall nach innen umgeschlagen zu sein, ist aber wahrscheinlich nur schwach entwickelt.

Beine ohne Besonderheiten. Alle Schienen ohne dorsale Praeapikalborsten. Vorderschenkel (f_1) bei beiden Exemplaren im distalen Drittel unterseits mit kurzem Dorn (Abb. 257).

Im Abdomen (Abb. 258) liegt zwischen dem 5. Tergit und dem Hypopygium noch ein „Tergit“, von dem unsicher ist, ob es als Tergit 6—8 oder als Tergit 7—8 zu deuten ist, vor dem dann noch ein verborgenes 6. Tergit liegen müßte. An dem annähernd kugeligen Hypopygium sind außer den Cerci beim Holotypus 2 Fortsätze zu erkennen. Es ist aber nicht sicher, ob beide als Arme ein und desselben stark ausgerandeten Surstylus zu deuten sind oder ob nur der distale als Surstylus, der vordere aber als starrer Fortsatz des Epandriums zu deuten ist. Beim Paratypus hat das Hypopygium dieselbe allgemeine Form wie beim Holotypus. Auch die kräftigen Borsten an der Basis seiner Dorsalseite sind in gleicher Weise zu erkennen. Die Cerci und die Surstyli (bzw. hinteren Fortsätze der Surstyli) sind deutlich. Ich glaube auch die vorderen Fortsätze zu erkennen, obwohl sie ziemlich an den Körper angedrückt sind und diese Region teilweise durch die Beine verdeckt ist.

Körperlänge: etwa 2,6 mm.

Familie **Cryptochetidae**

Die nachstehend beschriebene Form ist einer der unerwartetsten und zugleich interessantesten Bernsteinfunde. Ihre Zugehörigkeit zu den Cryptochetidae steht außer jedem Zweifel. In einigen Merkmalen ist sie aber ursprünglicher als die rezenten Arten dieser Familie, in anderen gleicht sie den ursprünglichsten rezenten Arten.

Ich habe (1958, p. 645—646) 13 abgeleitete Merkmale angeführt, in denen sich die rezenten Cryptochetidae vom Grundplan der Schizophora unterscheiden und hinzugefügt: „Es wäre sehr leicht, eine größere Anzahl weiterer apomorpher Merkmale bei den Imagines und bei den Larven festzustellen.“ Die Merkmale der Larven und diejenigen, die sich auf den männlichen Kopulationsapparat und das weibliche Legrohr beziehen (Nr. 10—13 meiner Merkmalstabelle) sind bei der fossilen Form natürlich festzustellen. Zu den übrigen Merkmalen wäre folgendes zu sagen:

1. Die Fühlerborste fehlt bei allen rezenten Arten.

   Bei der Bernsteinform ist sie vorhanden (Abb. 266, 268). Sie ist aber kurz und befindet sich deutlich auf dem Wege der Reduktion.

2. Drittes Fühlerglied stark verlängert.

   In der Ausbildung dieses Merkmales bestehen Unterschiede zwischen den rezenten Arten. Bei den ursprünglichsten (z. B. *Cryptochetum aspidoprocti* Ghesqu.; siehe unten) ist es noch verhältnismäßig kurz. Im Profil liegt seine Spitze noch über dem unteren Augenrande. Bei anderen (z. B. *Cr. buccatum* Hendel) ist es sehr stark verlängert und reicht weit über den unteren Augenrand hinaus. In diesem Merkmal ist die Bernsteinform nicht ursprünglicher als die ursprünglichsten rezenten Arten (Abb. 266).

In den Merkmalen 3—6 (Vibrissen fehlen; Frontorbitalborsten reduziert; Costa mit 2 Bruchstellen: an der Mündung von sc und unmittelbar hinter h) weicht die Bernsteinform nicht von den rezenten Arten ab, zwischen denen auch keine wesentlichen Unterschiede bestehen.

7. Basalquerader (tb) fehlt.

   Bei (fast) allen rezenten Arten fehlt die trennende Querader (tb) zwischen der vorderen und der hinteren Basalzelle des Flügels. Das gilt auch für die Bernsteinform (Abb. 270). Hier ist aber noch eine schattenhafte Spur der Querader erkennbar. Merkwürdigerweise bildet van Brug-

GEN diese Querader bei der von ihm beschriebenen *Cr. (Atriangulum) capense* aus Südafrika ab (VAN BRUGGEN 1960, Fig. 4, p. 293). Er erwähnt das Merkmal aber in der Artbeschreibung nicht. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß die im übrigen keineswegs besonders ursprüngliche rezente *Cr. capense* hierin ursprünglicher ist als die Bernsteinform. Möglicherweise handelt es sich bei *capense* nur um eine sekundäre Verstärkung der an Stelle der Querader erhaltenen Falte. Sehr charakteristisch für alle Cryptochetidae ist die breite Form der vorderen Basalzelle, ein Merkmal, das auch bei der Bernsteinform mit aller Deutlichkeit zu erkennen ist (Abb. 270).

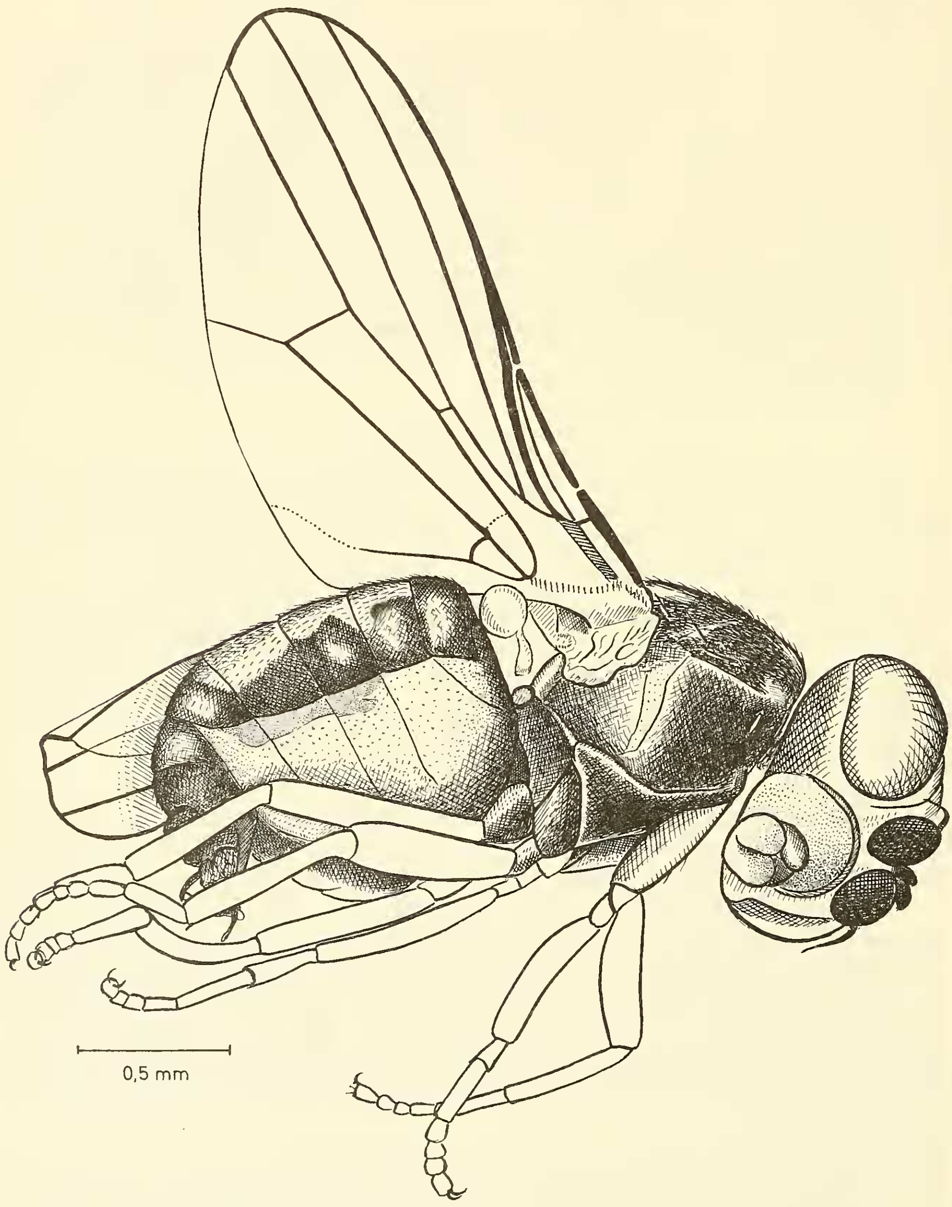


Abb. 263. *Phanerochaetum tuxeni* n. sp. Holotypus. Habitus.

8. Analzelle klein: cu_{1b} (in meiner Arbeit von 1958 steht versehentlich cu_{1b} + 1a) rückläufig.

Bei den rezenten Arten scheint daher die Analader (cu_{1b} + 1a) aus dem Unterrand der Analzelle hervorzugehen. Das ist bei der Bernsteinform noch nicht der Fall. Hier ist cu_{1b} nur mäßig gebogen und die Analader (cu_{1b} + 1a) entsteht ganz deutlich an der Stelle, an der sich cu_{1b} mit 1a vereinigt (Abb. 270). In diesem Merkmal ist die Bernsteinform ursprünglicher als alle rezenten Arten. Offensichtlich hängt dieses Merkmal mit dem folgenden zusammen.

9. Analader dicht an den Rand des Anallappens gerückt.

Diese Rückwärtsverlagerung der Analader hängt wahrscheinlich mit einer Verbreiterung des Axillarlappens (Anallappens) zusammen, wie sie bei den Acalyptraten so häufig auftritt. Diese hat wiederum die oben (Merkmal 8) beschriebene Stauchung der Analzelle zur Folge gehabt. Offenbar ist dieser Prozeß bei der Bernsteinform noch nicht so weit gediehen wie bei den rezenten Arten. Leider ist bei ihr die Breite des Axillarlappens und die Entfernung der Analader von seinem Hinterrande nicht mit der wünschenswerten Deutlichkeit zu erkennen, weil der Hinterrand des Flügels an den Körper angepreßt und teilweise umgebogen ist. Der S-förmig gebogene Verlauf des blassen Endabschnittes der Analader (Abb. 270) läßt aber erkennen, daß die Rückwärtsverschiebung dieser Ader noch nicht so weit fortgeschritten ist wie bei den rezenten Arten, bei denen von einer solchen Biegung nichts zu erkennen ist.

Auch bei einigen weiteren Merkmalen läßt sich feststellen, daß die Bernsteinform entweder ursprünglicher ist als alle rezenten Arten oder den ursprünglichsten unter diesen gleicht:

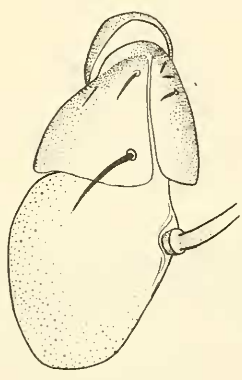


Abb. 264.
Gymnopa subsultans Fall.
(rezent; Familie Ephydridae).
Fühler. Siehe dazu Text S. 178.

Die beiden oberen Ozellen stehen bei der Bernsteinform noch verhältnismäßig nahe beieinander (Abb. 267 A); die 3 Ozellen bilden zusammen ein annähernd gleichseitiges Dreieck.

Bei den rezenten Arten sind die oberen Ozellen, soweit die vorliegenden Abbildungen ein Urteil gestatten, viel weiter voneinander entfernt. Ihr Abstand ist größer als der zwischen jedem einzelnen von ihnen und dem vorderen Ozellus.

Ein deutlich von der übrigen Stirn abgesetztes Ozellendreieck ist bei der Bernsteinform nicht zu erkennen.

Bei den wahrscheinlich ursprünglichsten rezenten Arten (Subgen. *Tritolestes*, siehe unten) ist es kurz und mit dem Vorderrande der Stirn nur durch einen schmalen Streifen verbunden. Bei den abgeleiteten Arten erreicht es mit abgestumpfter Spitze den Vorderrand der Stirn (Subgen. *Cryptochetum* s. str.) oder läßt zu beiden Seiten nur einen schmalen Streifen der Stirnmitte frei (Subgen. *Lestophonus*). Es hat hier offenbar eine Entwicklung stattgefunden, die auch bei anderen Familien (Canaceidae, Chloropidae) zu beobachten ist, die aber bei der Bernsteinform noch nicht oder kaum erst begonnen hat. Vor kurzem hat allerdings VAN BRUGGEN (1960) aus Südafrika 2 Arten beschrieben, bei denen ebenfalls kein abgesetztes Ozellendreieck vorhanden ist (Subgenus *Atriangulum*). Ob diese Arten in diesem Merkmal ebenso ursprünglich sind wie die Bernsteinform oder ob hier die Grenze zwischen Ozellendreieck und der übrigen Stirn sekundär verwischt worden ist, könnte nur eine genauere Untersuchung zeigen.

Die Behaarung der Stirn ist bei der Bernsteinform sehr viel kürzer als anscheinend bei allen rezenten Arten.

Das wirft auch einiges Licht auf die Borstenreihe, die am Hinterrande des Kopfes bei rezenten Arten vorhanden ist. Bei *Cr. buccatum* Hendel stehen „am Hinterrande der Stirn 2 schwach

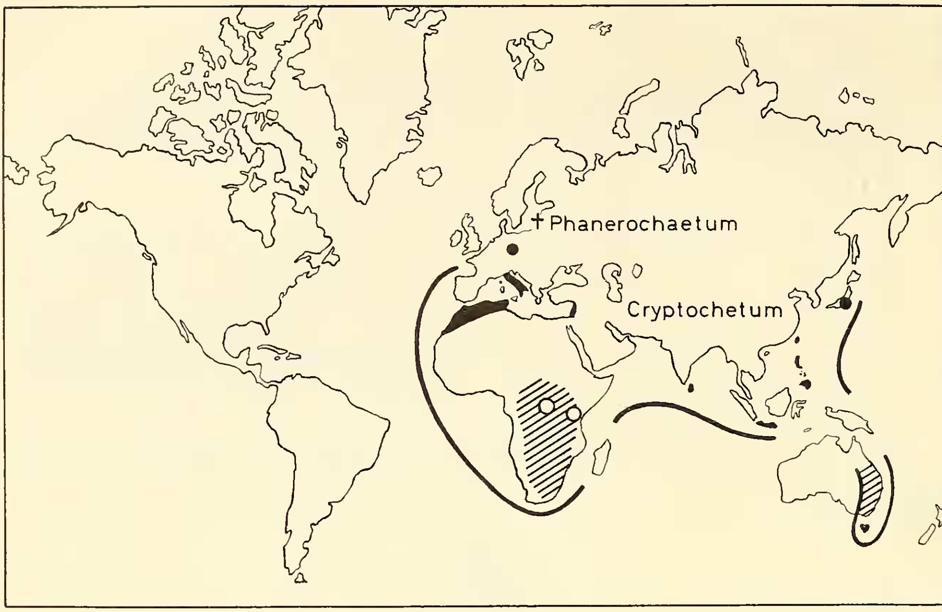


Abb. 265. Geographische Verbreitung der Familie Cryptochetidae. Weiße Kreise: Verbreitungsgebiet der ursprünglichen rezenten Arten (*Cryptochetum striatum* Thorpe und *Cr. aspidoprocti* Ghesqu.). Die Gebiete, in die Arten zur biologischen Bekämpfung von Schildläusen eingeführt wurden, sind nicht berücksichtigt.

divergierende, als pvt (poc) zu deutende Börstchen, neben denen jederseits noch 2 weitere stehen" (Hennig 1937 b). Bei anderen Arten besteht diese Borstenreihe aus zahlreicheren Borsten (vgl. z. B. Fig. 7 bei Ghesquière 1942). Nichts dergleichen ist bei der Bernsteinform vorhanden. Hier (Abb. 267 A) stehen hinter den Ozellen nur 2 nicht sehr lange aber verhältnismäßig kräftige konvergierende Borsten. Es sind dies die einzigen überhaupt vorhandenen Kopfborsten. Leider ist ihre Deutung nicht mit Sicherheit möglich. Vte und vti scheiden nach ihrer Stellung wahrscheinlich aus. Es könnte sich entweder um Occipitalborsten (occ) oder um pvt handeln. Gegen ihre Deutung als pvt könnte sprechen, daß sie an der Wurzel weit voneinander getrennt sind. Das könnte aber mit der Verbreiterung des Kopfes zusammenhängen, die für die Cryptochetidae anscheinend charakteristisch ist. Das dadurch bedingte Auseinanderrücken und die Verkürzung der Borsten könnte auch ihr Konvergieren zur Folge gehabt haben. Diese Deutung ist aber, wie gesagt, unsicher. Ich bringe sie hier nur vor, um zu zeigen, daß die Konvergenz der Borsten, falls sich ihre Deutung als pvt bestätigen sollte, nicht notwendigerweise gegen die Zugehörigkeit der Cryptochetidae zu einer Gruppe mit normalerweise divergierenden pvt sprechen muß. Die Borstenreihe am Scheitel der rezenten Cryptochetidae darf jedenfalls nicht ohne weiteres mit der normalen Macrochaetengarnitur des Kopfes der Schizophora in Verbindung gebracht werden. Sie könnte einfach aus der verlängerten Kopfbehaarung sekundär entstanden sein.

Bei den rezenten Arten sind die Augen behaart.

Bei der Bernsteinform kann ich keine Spur einer Augenbehaarung entdecken. Wahrscheinlich ist diese erst mit der allgemeinen Verlängerung der Körperbehaarung entstanden.

Im Flügel mündet die Costa bei den meisten rezenten Arten an der Mündung von r_{4+5}.

Nur bei 2 auch im übrigen sehr ursprünglichen aethiopischen Arten, *Cryptochetum (Tritolestes) aspidoprocti* Ghesqu. und *Cr. (Tr.) striatum* Thorpe, aber auch bei der von den Philippinen beschriebenen *Cr. (Cr.) fastidiosum* Bezzi reicht die Costa bis zur Mündung von m_1. Das ist auch bei der Bernsteinform der Fall.

Die hintere Querader (tp) des Flügels ist bei den meisten rezenten Arten ziemlich nahe an die vordere Querader (ta) herangerückt.

Ihr Abstand vom Flügelrande (d. h. der Endabschnitt von m_4) ist daher größer als ihre Länge. Nur bei wenigen ursprünglichen Arten *(aspidoprocti, striatum;* ob auch bei anderen Arten, ist nach den Beschreibungen nicht festzustellen) sind die beiden Queradern noch ziemlich weit

voneinander entfernt. Aber auch bei mindestens einigen von diesen Arten (z. B. bei *Cr. aspidoprocti*) ist die hintere Querader sehr schräg gestellt: ihr oberes Ende liegt der vorderen Querader deutlich näher als das untere. Das kann als erste Stufe der Verschiebung in Richtung nach der Flügelbasis angesehen werden. Bei der Bernsteinform (Abb. 270) ist die hintere Querader zwar etwas weiter vom Flügelrande entfernt als bei den darin ursprünglichen Familien der Cyclorrhapha. Sie ist aber noch weit von der vorderen Querader entfernt und nur wenig schräg gestellt. Die Bernsteinform gleicht darin also etwa den ursprünglichsten rezenten Arten der Cryptochetidae.

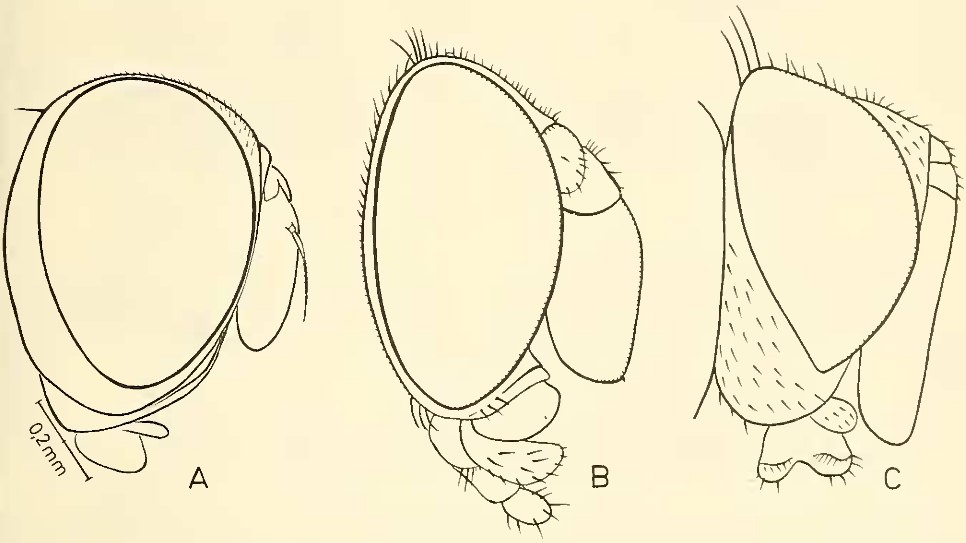


Abb. 266. Kopfprofil von *Phanerochaetum tuxeni* n. sp. (A: Holotypus), *Cryptochetum (Tritolestes) melanum* Ghesqu. (B; gezeichnet nach GHESQUIÈRE) und *Cryptochetum (Cr.) buccatum* Hendel (C; gezeichnet nach HENDEL).

Aus der vorstehenden Übersicht geht deutlich hervor, daß die Bernsteinform in einigen Merkmalen (Vorhandensein der Fühlerborste, Fehlen der Augenbehaarung, Stellung der Ozellen, Form der Analzelle und Analader) ursprünglicher ist als wahrscheinlich alle rezenten Arten, in den meisten übrigen aber mit den ursprünglichsten rezenten Formen übereinstimmt. Sie gehört also in die Stammgruppe der Cryptochetidae. Nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu bestimmten rezenten Arten oder Artengruppen lassen sich nicht nachweisen. Merkmale, in denen die Bernsteinform abgeleiteter wäre als die (oder einige) rezenten Cryptochetidae, sind nicht feststellbar. Rein formal könnten daher alle rezenten Arten von ihr abgeleitet werden.

Es ist daher interessant, die Verbreitung der rezenten Arten zu untersuchen (Abb. 265). Die meisten der etwa 25 bekannten Arten sind in den paläotropischen Regionen, im Osten bis nach Australien und Tasmanien, verbreitet. Aus Europa sind nur 2 Arten bekannt: *Cr. grandicorne* Rond. im Mittelmeergebiet und *Cr. buccatum* Hendel, die bisher nur einmal in der Umgebung von Berlin gefunden worden ist. Es ist interessant, daß diese beiden, dem ehemaligen Verbreitungsgebiet der Bernsteinform am nächsten lebenden Arten keineswegs zu den ursprünglichsten gehören. GHESQUIÈRE (1942) unterscheidet 3 Untergattungen *(Tritolestes, Cryptochetum* s. str. und *Lestophonus)*, die aber nicht ohne weiteres als monophyletische Gruppen angesehen werden können, sondern Entwicklungsstufen („grades" im Sinne von HUXLEY) darstellten dürften. Später hat VAN BRUGGEN (1960) noch eine 4. Untergattung, *Atriangulum*, beschrieben, deren Verhältnis zu den anderen noch durchaus unklar ist. Die beiden, im ganzen gesehen, ursprünglichsten rezenten Arten dürften *Cr. (Tritolestes) aspidoprocti* Ghesqu. und *stria-*

tum Thorpe (Kongo und Tanganyika) sein. Die beiden in Europa vorkommenden Arten *grandicorne* Rond. und *buccatum* Hend. gehören in die mittlere Stufe (*Cryptochetum* s. str.).

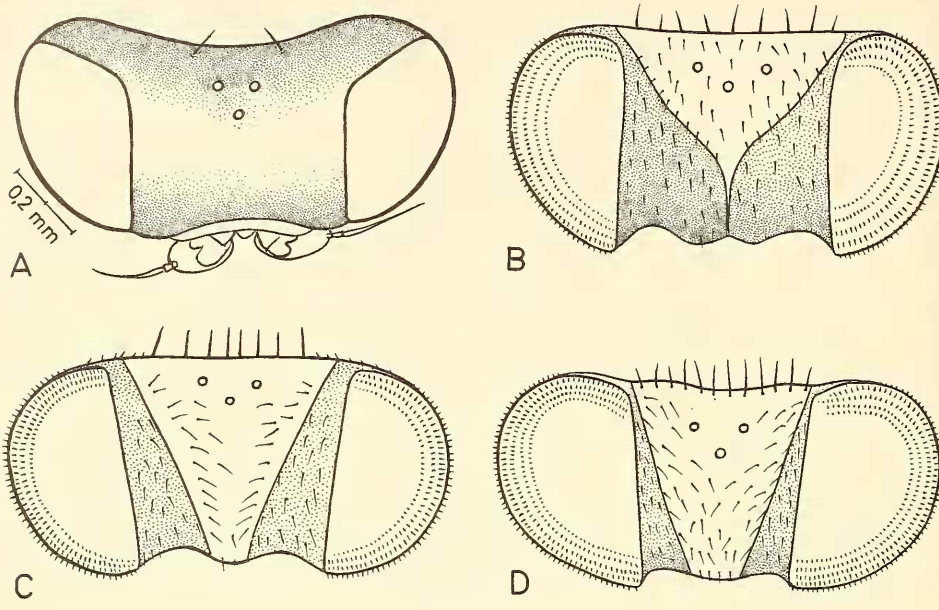
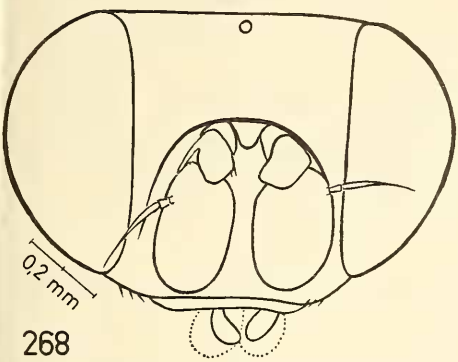


Abb. 267. Stirn von *Phanerochaetum tuxeni* n. sp. (A: Holotypus), *Cryptochetum (Tritolestes) melanum Ghesqu.* (B; gezeichnet nach Ghesquière), *Cryptochetum (Cr.) buccatum* Hendel (C; gezeichnet nach Hendel; Begrenzung des Mitteldreiecks und Borstenreihe am Vertex verbessert nach eigenem Material) und *Cryptochetum (Lestophonus) pariceryae* Thorpe (D; gezeichnet nach Ghesquière).

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Cryptochetidae zu anderen Familien der Acalyptraten sind noch immer nicht geklärt. Auch die Bernsteinform vermag mit ihren Merkmalen keine neuen Gesichtspunkte in die Erörterung einzuführen. Ein Merkmal, das bisher zu wenig beachtet wurde, ist die nickende Stellung der Fühler. Im Grundplan der Cyclorrhapha sind die Fühler nach vorn gerichtet; das 3. Fühlerglied ist kurz, rundlich, mit subapikal gestellter Arista. Die nach vorn gerichtete Stellung kann auch beibehalten werden, wenn sich die Fühlerglieder verlängern und die Arista in eine subbasale Stellung rückt. Der subbasalen Stellung der Arista entspricht oft ein mehr oder weniger tiefer Einschnitt in dem ihr benachbarten Rande des 2. Fühlergliedes. Von Bedeutung wird dieser Einschnitt dann, wenn das 3. Fühlerglied nach unten gerichtet, die Fühler im ganzen also nickend werden. Der Einschnitt im 2. Fühlerglied wird dann zusammengedrückt und erhält die Form eines Spaltes. Dieser Spalt gilt als besonders charakteristisches Merkmal der Calyptrata. Er ist aber auch z. B. bei den Drosophiloidea in aller Deutlichkeit vorhanden (Abb. 264). Die stufenweise Herausbildung dieses morphologischen Merkmales bei verschiedenen Familien und seine funktionelle Bedeutung müßten sorgfältig untersucht werden. Dadurch würden sich vielleicht auch neue Hinweise auf Verwandtschaftsbeziehungen ergeben. Das gilt auch für die Cryptochetidae. Bei der Bernsteinform ist ein ziemlich tiefer Einschnitt im 2. Fühlerglied vorhanden. Die Frage, inwieweit das auch für die rezenten Arten gilt, kann ich aus Mangel an Material nicht beantworten.

Alle rezenten Cryptochetidae sind im Larvenstadium Parasiten von Schildläusen (ausschließlich Monophlebinae; vgl. Hennig 1937 b, Ghesquière 1942 und vor allem Thorpe 1941). *Cr. iceryae* Willist. ist zu deren biologischer Bekämpfung sogar nach

Nordamerika, Portorico und Neuseeland eingeführt worden. Ob diese Lebensweise auch für die Bernsteinform anzunehmen ist, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen. Da sie in die Stammgruppe der Cryptochetidae gehört, wäre es denkbar, daß sie auch eine noch ursprünglichere Lebensweise hatte als die rezenten Arten. Aber ihr morphologischer Abstand von den rezenten Arten ist trotz aller Unterschiede doch so gering, daß diese Annahme wohl recht unwahrscheinlich wäre (siehe dazu S. 9).



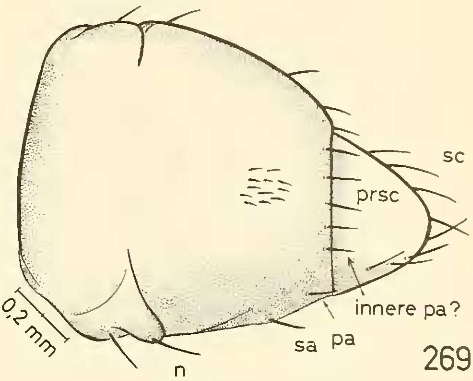


Abb. 268 und 269. *Phanerochaetum tuxeni* n. sp. Holotypus. 268: Kopf von vorn; 269: Thorax schräg von oben.

Phanerochaetum tuxeni **novum genus, nova spec.**
(Abb. 263, 266 A, 267 A, 268, 269, 270)

Holotypus: 1 ♂ „Klaskov Andersen 30. 1. 58“, Zoolog. Museum Kopenhagen.

Paratypus: 1 ♂ (?), ohne Bezeichnung, Paläontolog. Institut der Humboldt-Universität Berlin.

Phanerochaetum unterscheidet sich von der rezenten Gattung *Cryptochetum* durch den Besitz einer kurzen Fühlerborste (Abb. 266 A, 268). Diese Fühlerborste ist kurz behaart.

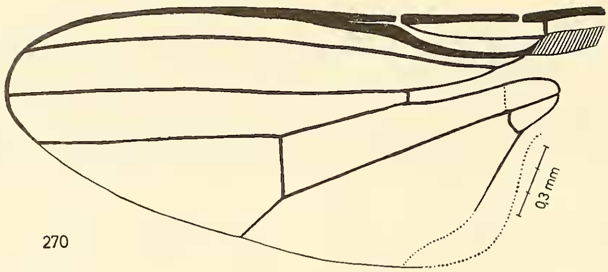
Kopf (Abb. 266 A, 267 A, 268) wie bei den rezenten Arten höher als lang, mit vertikal elliptischen Augen und schmalen Wangen und Backen. Das 3. Fühlerglied ist lang und breit, erreicht aber im Profil den unteren Augenrand nicht. 2. Fühlerglied mit Einschnitt. Augen nackt. Die Stirn ist breit, gewölbt, mit kurzer, feiner Behaarung. Die Ozellen stehen hoch auf der Stirn und bilden zusammen ein gleichseitiges Dreieck. Ein von der übrigen Stirn abgegrenztes Ozellendreieck ist nicht erkennbar. Zwei hinter den Ozellen stehende konvergierende Borsten sind die einzigen vorhandenen Kopfborsten. Auch Vibrissen fehlen.

Thorax (Abb. 269) mit 2 n, 1 sa, 2 pa, 1 dc, 1 prsc, 4 (Paar) etwa gleich langen und gleich kräftigen sc (apikale gekreuzt). Im übrigen ist der Thorax kurz und fein behaart. Vor dem Basalrande des Schildchens steht eine Querreihe von kurzen Macrochaeten, die von den prsc, dc und den hinteren pa gebildet wird. Thorax ohne erkennbare Macrochaeten.

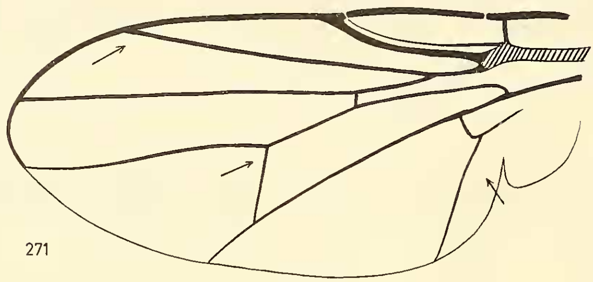
Im Flügel (Abb. 270) reicht die Costa bis zur Mündung von m_1. Die Länge der hinteren Querader (tp) entspricht etwa der Länge des Endabschnittes von m_4. 2 Costabruchstellen sind vorhanden. Die sc ist bis zur Mündung deutlich. Die Basalquerader (tb) fehlt bzw. ist nur schattenhaft angedeutet. Die Analzelle ist durch eine nur schwach gebogene cu_{1b} abgeschlossen. Die Analader (cu_{1b} + 1a) geht aus dem Ende der Analzelle hervor, ihr blasser Endabschnitt ist S-förmig gebogen.

Beine ohne Besonderheiten.

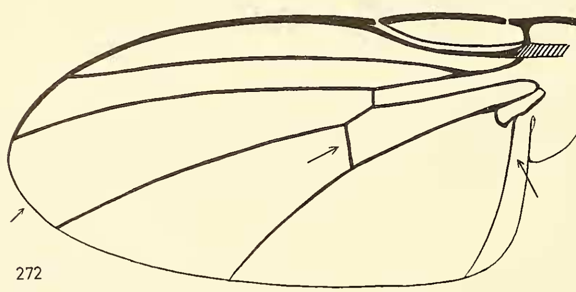
Körperlänge: etwa 2,5 mm.



270



271



272

Abb. 270—272. Flügel von *Phanerochaetum tuxeni* n. sp. Holotypus (270), *Cryptochetum (Tritolestes) aspidoprocti* Ghesqu. (271; gezeichnet nach Ghesquière; die proximale Costabruchstelle ist im Original nicht dargestellt, aber sicher vorhanden) und *Cryptochetum (Cr.) buccatum* Hendel. Die Pfeile in Abb. 271 und 272 weisen auf Veränderungen hin, die bei diesen Arten stattgefunden haben.

Familie **Carnidae** (Milichioidea)

Die nachstehend beschriebene Art gehört zu den am schwersten zu beurteilenden Bernsteinfossilien. Es ist mir nicht möglich, ein sicher begründetes Urteil über ihre Familienzugehörigkeit abzugeben. Das Vorhandensein einer nach innen gebogenen vorderen Frontorbitalborste beschränkt im Verein mit einigen anderen Merkmalen (Costabruchstelle an der Mündung von sc, deutlich entwickelte Vibrissen, verkürzte Analader) die Möglichkeit näherer Verwandtschaftsbeziehungen auf einen verhältnismäßig kleinen Kreis von Familien. Da die Drosophiloidea und die Chloropidae offenbar nicht in Betracht gezogen werden können, wäre nur an die Agromyzidae, die Anthomyzidae (und eventuell einige kleinere Familien mit unklaren Verwandtschaftsbeziehungen aus dem Umkreis der Anthomyzidae) und an die Milichioidea zu denken.

Die Agromyzidae sind durch die vom 7. Abdominalsegment gebildete Legrohrscheide des Weibchens ausgezeichnet. Es scheint, daß auch bei der in Frage stehenden Bernsteinform so etwas wie eine Legrohrscheide vorhanden ist. Leider ist gerade diese Region

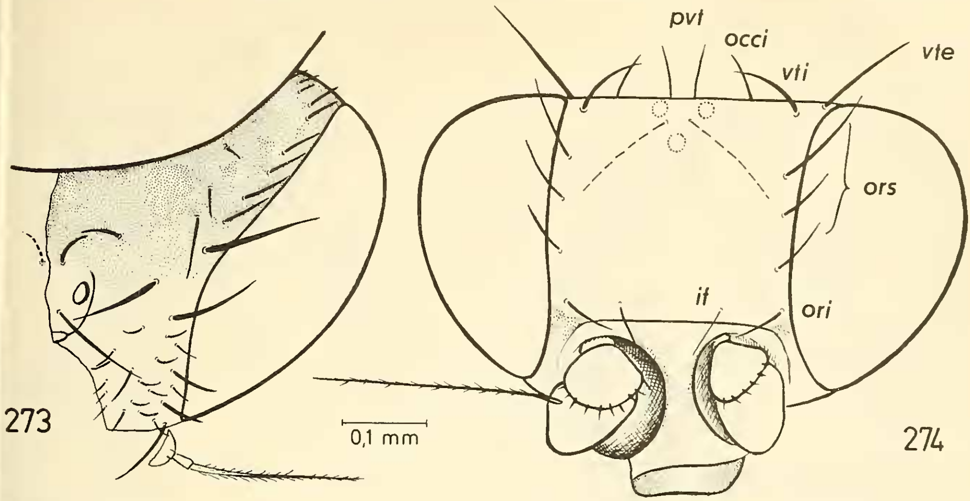


Abb. 273 und 274. *Meoneurites enigmatica* n. sp. Kopf (273: Stirnansicht des Holotypus; 274: Kopf des Paratypus, von vorn gesehen).

des Körpers bei den beiden vorliegenden Tieren so schlecht erhalten, daß eine völlige Klarheit über ihren morphologischen Bau nicht zu gewinnen ist. Soviel scheint aber doch deutlich, daß eine Legrohrscheide vom selben Bau wie bei den Agromyzidae nicht vorhanden ist. Auch der Bau des Praeabdomens stimmt nicht mit dem der Agromyzidae (vgl. z. B. Fig. 214 bei HENNIG 1958) überein. Schließlich weicht die Bernsteinform auch in der geringen Entwicklung der pvt, im Fehlen der Mesopleuralborsten und im Besitz von 2 kräftigen Sternopleuralborsten von den Agromyzidae ab. Soviel mir bekannt ist, haben die Agromyzidae stets lange und kräftige divergierende pvt, Mesopleuralborsten und nur 1 lange und kräftige Sternopleuralborste. Auch die Form der Analzelle des Flügels ist bei der Bernsteinform ganz anders als bei den Agromyzidae.

Für die Anthomyzidae könnte die Thorakalbeborstung (nackte Mesopleura, Vorhandensein von 2 Sternopleuralborsten, vor allem aber das Fehlen der sa und der prsc) sprechen. Eine nach innen geneigte vordere Frontorbitalborste fehlt zwar bei den rezenten Anthomyzidae, ist aber bei der S. 165 beschriebenen *Anthoclusia* vorhanden. Der Bau des Rüssels und die tiefen, scharf begrenzten Fühlergruben sprechen aber entschieden gegen eine nähere Verwandtschaft mit den Anthomyzidae, zumal aus dem Bernstein Arten bekannt sind, die weit besser mit dieser Familie und ihrem mutmaßlichen Verwandtenkreis übereinstimmen als die vorliegende Art.

So bleiben zum Vergleich nur die Milichioidea übrig. Was mich veranlaßt, bei der vorliegenden Art an eine Zugehörigkeit zu dieser Familiengruppe zu denken, sind vor allem die folgenden Merkmale:

1. Die verhältnismäßig stark entwickelten Börstchen der Stirnmittelstrieme, unter denen besonders 2 nach vorn konvergierende Reihen auffallen.

   Das Vorhandensein von 2 Reihen von Interfrontalborsten ist für die „Milichioidea" besonders charakteristisch (vgl. HENNIG 1958, p. 648), wenn dazu auch einschränkend gesagt werden muß, daß die Monophylie dieser Gruppe noch nicht sehr sicher begründet ist.

2. Die Neigung der Frontorbitalborsten (abgesehen von der vordersten, die nach innen gebogen ist) nach außen.

   Dieses Merkmal ist für sich genommen nicht sehr überzeugend, da es auch bei den rezenten Milichioidea darin recht erhebliche Unterschiede gibt. Bei der Bernsteinform sind (wenigstens die vorderen) Frontorbitalborsten recht kurz, so daß die Neigung nach außen nicht sehr ausgeprägt ist. Außerdem muß man natürlich auch mit der Möglichkeit einiger Veränderung bei der Einbettung im Bernstein denken.

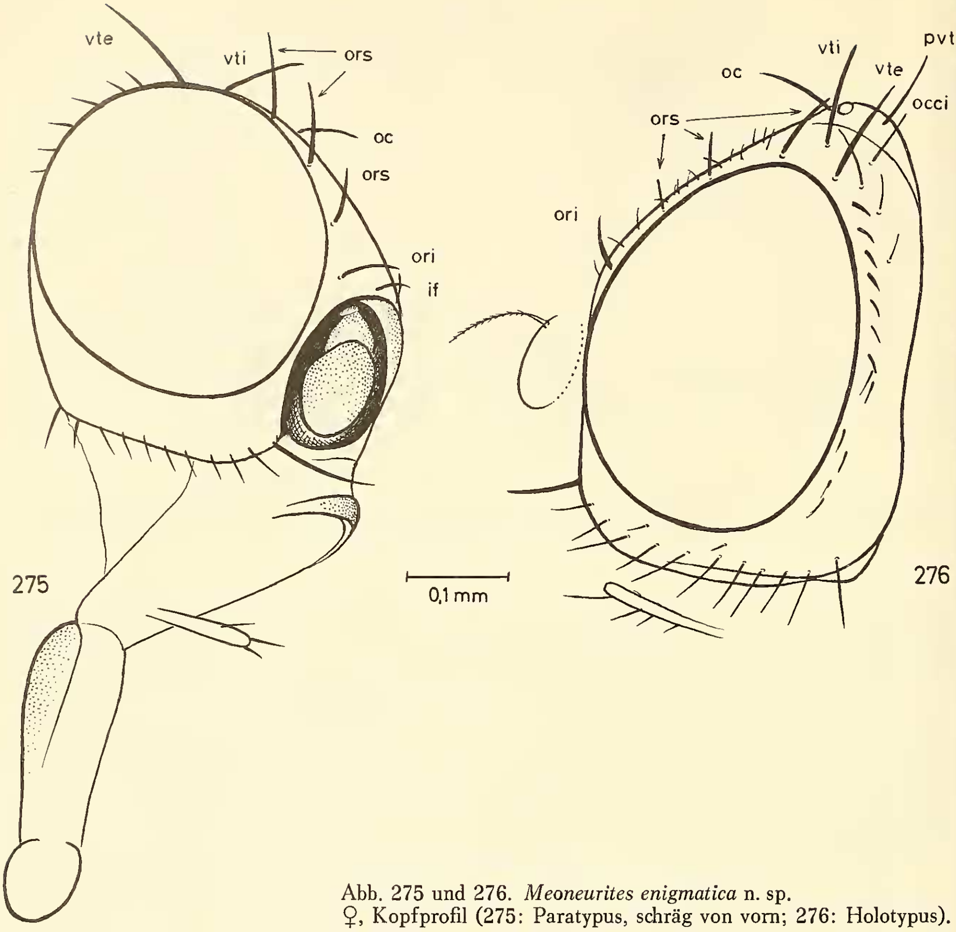


Abb. 275 und 276. *Meoneurites enigmatica* n. sp.
♀, Kopfprofil (275: Paratypus, schräg von vorn; 276: Holotypus).

3. Die Ausbildung der Postvertikalborsten.

Bei der Bernsteinform (Abb. 273) sind kurze divergierende pvt und daneben auch nur wenig kürzere und schwächere konvergierende Borsten vorhanden, die ohne Zweifel als occi zu deuten sind. Leider ist die Homologie der divergierenden und konvergierenden „Postvertikalborsten" bei den Acalyptratae immer noch nicht restlos geklärt (vgl. dazu Hennig 1958). Unter den Milichioidea besitzen die Sphaeroceridae meist konvergierende (*Archiborborus* aber divergierende), die Tethinidae und Milichiidae konvergierende, die Canaceidae divergierende, die Carnidae (die auch als Unterfamilie der Milichiidae angesehen werden) parallele „Postvertikalborsten". Sicher ist wohl, daß die divergierenden „pvt" der Bernsteinform den divergierenden (bzw. parallelen) „pvt" der Carnidae und Canaceidae entsprechen und die konvergierenden „occi" der Bernsteinform den „occi" der Carnidae. Ob die occi auch den konvergierenden „pvt" der Milichiidae, Tethinidae und Sphaeroceridae entsprechen, ist dagegen unsicher.

4. Die Form der Analzelle.

„Für die Milichioidea s. str. (das sind die Canaceidae, Tethinidae und Milichiidae, einschließlich Carnidae) ist vielleicht die charakteristisch dreieckige Form der Analzelle (Fig. 317), bei der cu_{1b} nicht rückläufig ist, mit dem kurzen Stumpf der Analader der beste Hinweis auf die nähere Verwandtschaft der zugehörigen Familien" (Hennig 1958, p. 661—662). Eine ähnliche Form hat die Analzelle auch bei der Bernsteinform (Abb. 281). Bei ihr ist die Analader allerdings wesentlich länger als bei den rezenten „Milichioidea s. str.", bei denen sie nur als kurzer Stumpf vorhanden ist oder ganz fehlt. Das braucht aber die Annahme näherer Verwandtschaft nicht auszuschließen, da die längere Analader bei der Bernsteinform zweifellos ein ursprüngliches Merkmal ist.

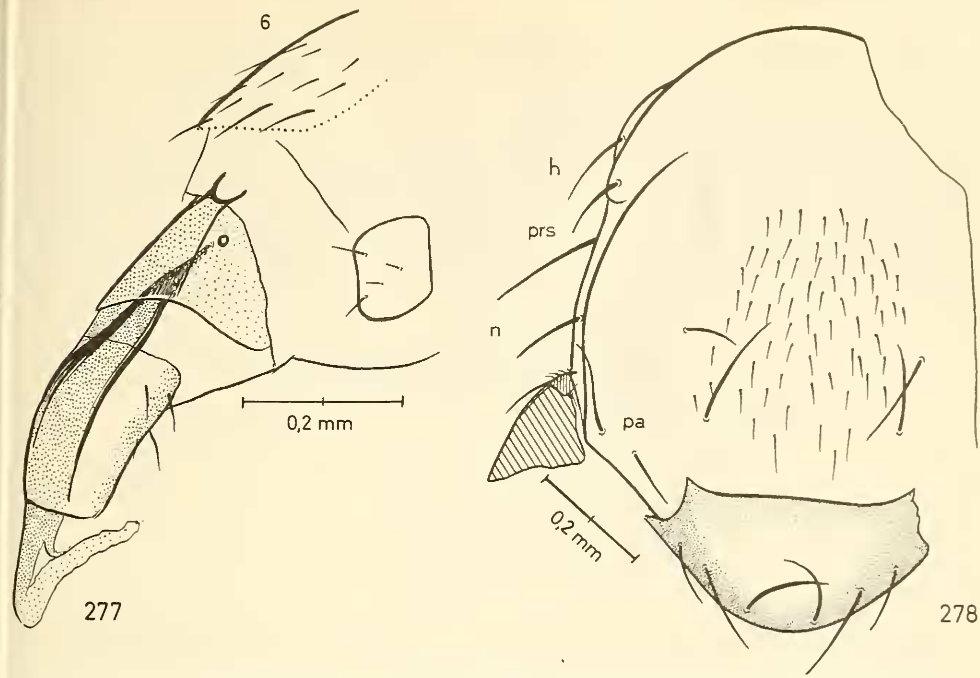


Abb. 277 und 278. *Meoneurites enigmatica* n. sp. Holotypus, ♀. Endsegmente des Abdomens (277) und Dorsalansicht des Thorax (278).

5. Die Legrohrscheide.

Daß bei der Bernsteinform eine aus dem 7. und 8. Abdominalsegment gebildete Legrohrscheide vorhanden ist, die nicht in das Praeabdomen eingezogen werden kann, scheint mir vor allem daraus hervorzugehen, daß die Dorsalwand des 6., vielleicht auch die des 7. Segmentes (Tergites) in das jeweils davorliegende Segment hinein verlängert ist (Abb. 277). Obwohl das Abdomen hinter dem 6. Segment nicht sehr gut erhalten ist und Auflösungserscheinungen zeigt, scheint mir das doch am 7. Segment des Holotypus ganz deutlich zu sein. Etwas ähnliches kommt beim 7. Segment (Legrohrscheide) der Agromyzidae vor, ist aber bei den Milichioidea noch nicht bekannt. Leider ist das weibliche Abdomen der Milichioidea bisher kaum untersucht. Bei *Meoneura* (Abb. 283) bilden das 7. und 8. Segment eine ähnliche Legrohrscheide. Tergite und Sternite sind hier zwar noch deutlich getrennt. Der Komplex kann aber anscheinend nicht in die vorhergehenden Segmente eingezogen werden, denn er liegt auch bei getrockneten Tieren frei. Allerdings sind die Tergite nicht in das vorhergehende Segment hinein verlängert. Die Cerci sind bei *Meoneura* (und ähnlich bei *Carnus;* vgl. Textfig. 10 bei HENNIG 1937 b) zu einem einheitlichen, ziemlich langen (bei *Carnus* allerdings kurzen) stylusartigen Gebilde verschmolzen (Abb. 283). Bei getrockneten Tieren ist das meist nach der Ventralseite hin abgeknickt. Ob die Cerci bei der Bernsteinform ähnlich ausgebildet waren, ist leider nicht zu erkennen, da die betreffenden Teile stark mazeriert sind (Abb. 277). Immerhin sind keine paarigen Cerci zu erkennen, die bei den Weibchen anderer Arten aus dem Bernstein fast immer deutlich sind. Da von *Meoneurites* schon 2 Exemplare bekannt sind, ist die Hoffnung nicht unbegründet, daß auch einmal ein Weibchen gefunden werden wird, bei dem die Morphologie des Postabdomens besser zu erkennen ist.

Nach alledem ist die Zugehörigkeit der Bernsteinform *(Meoneurites)* zu den Milichioidea nicht ausgeschlossen. Sie kann aber auch nicht mit wirklicher Sicherheit begründet werden. Daß sie zu den Sphaeroceridae[1] gehört, die wahrscheinlich in einem Schwestergruppenverhältnis zu den übrigen Milichioidea stehen, kann wohl als ausgeschlossen gelten. Die Verwandtschaftbeziehungen zwischen den Familien der übrigen Milichioidea

[1] Die Sphaeroceridae (= Borboridae) sind aus dem Bernstein bisher nicht bekannt. HANDLIRSCH (1921, p. 268) gibt zwar an: „1 Art *Borborus* Meig. aus dem Bernsteine." Es ist mir aber völlig unklar, worauf sich diese Angabe bezieht. LOEW (1861) hatte die „Borboridae" unter den Familien angeführt, von denen er „vollständig gewiß" war, sie im Bernstein nicht beobachtet zu haben. Noch 1908 hatte HANDLIRSCH keine Art verzeichnet, auf die sich seine Angabe von 1921 beziehen könnte.

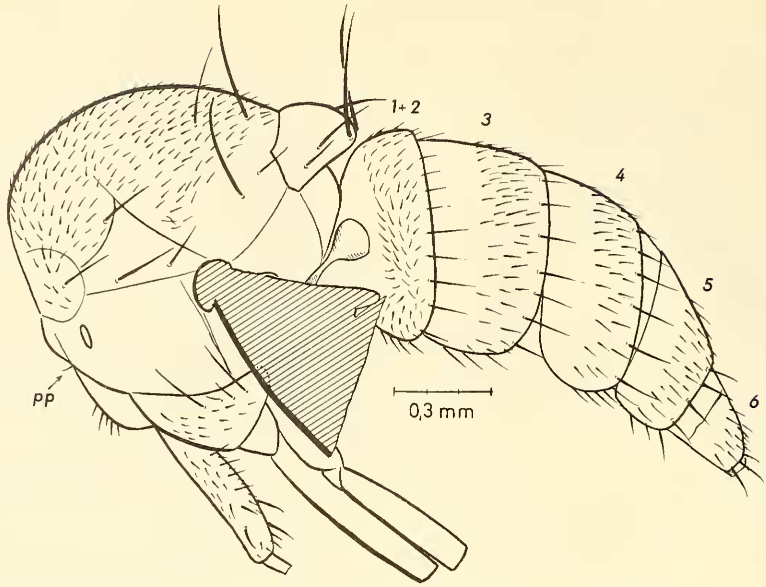


Abb. 279. *Meoneurites enigmatica* n. sp. Holotypus, ♀. Thorax und Abdomen (Seitenansicht).

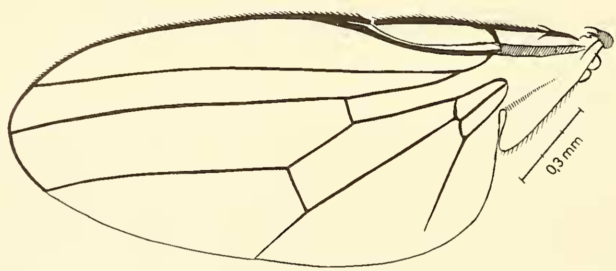


Abb. 280. *Meoneurites enigmatica* n. sp. Holotypus, ♀. Flügel.

(Milichioidea s. str.) sind leider noch durchaus ungeklärt. Nach innen gebogene Frontorbitalborsten sind nur bei den Milichiidae (nicht bei allen) und Carnidae vorhanden. Andererseits stimmen Tethinidae und Milichiidae darin überein, daß sie schmale, nach hinten verlängerte Labellen besitzen. Bei den Carnidae (bzw. *Meoneura*) sind nach Frey (1921, p. 150) „die Mundteile nicht verlängert, mit einem recht lang gestreckten Unterlippenbulbus (auf p. 149 wird aber gesagt: ‚Unterlippenbulbus kurz'!), der an der Spitze die sehr kleinen Labellen einschließt". Die Mentumplatte ist nach Frey „bootförmig, auch die Seitenteile umfassend". Die Carnidae scheinen also wie im Bau des Legrohres (siehe oben) so auch im Bau des Rüssels abgeleitete Merkmale zu besitzen, die sie als monophyletische Gruppe erweisen. Leider ist die Gattung *Hemeromyia* auf diese Merkmale hin noch nicht untersucht. Die Gattungen *Horaismoptera* und *Risa*, die ich früher (1937 b) zu den Carnidae („Carninae") stellte, haben stark nach hinten verlängerte Labellen und dürften daher zu den Milichiidae gehören.

Die bisher untersuchten Merkmale lassen es fraglich erscheinen, ob zwischen den Milichiidae und Carnidae oder zwischen den Tethinidae und Milichiidae engere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen. Eine engere Zusammenfassung der Milichiidae und Carnidae, die ich noch 1958 befürwortete, erscheint mir heute als etwas voreilig.

Die Bernsteinform *(Meoneurites enigmatica)* hat keine verlängerten Labellen. Soweit sich etwas vom Bau ihres Rüssels erkennen läßt (Abb. 275), scheint mir dieser wirklich auffallend gut mit dem Rüssel der rezenten Gattung *Meoneura* (Carnidae) übereinzustimmen (Form der Mentumplatte, Kleinheit der Labellen). Auch die tiefen und allseitig begrenzten Fühlergruben (Abb. 275) stimmen bei *Meoneura* und *Meoneurites* überein, ebenso wie die Ausbildung der pvt und occi (siehe oben). Ich bin daher geneigt, die aus dem Bernstein vorliegende Art *(Meoneurites enigmatica)* zu den Carnidae zu stellen. Diese Annahme wird freilich erst als sicher begründet gelten können, wenn sich auch die vermuteten (siehe oben) Übereinstimmungen im Bau des weiblichen Legrohres bestätigen sollten.

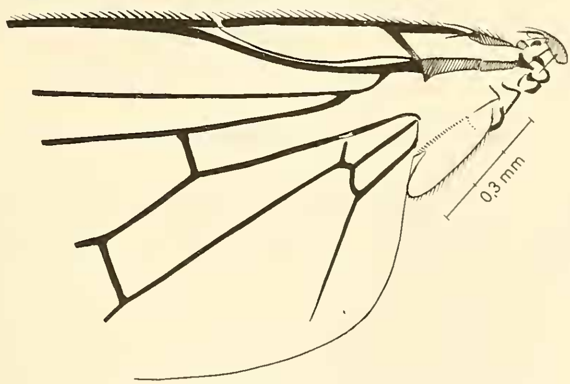


Abb. 281. *Meoneurites enigmatica* n. sp. Holotypus, ♀. Flügelbasis.

Hemeromyia ist die einzige rezente Form der Carnidae, bei der, wie bei *Meoneurites* die beiden Queradern des Flügels (ta und tp) verhältnismäßig weit voneinander entfernt stehen, die Costa bis zur Mündung von m_1 entwickelt und Analzelle sowie Analader deutlich sind. Die Übereinstimmung beruht ohne Zweifel auf Symplesiomorphie. Allerdings hat die Analzelle bei *Hemeromyia* eine andere Form und die Analader einen anderen Verlauf als bei *Meoneurites*.

Bei *Meoneura* und *Carnus* hat die Costa, wie bei den Milichiidae, eine 2. Bruchstelle unmittelbar hinter h. Ob das auch für *Hemeromyia* gilt, ist mir unbekannt. Bei *Meoneurites* ist diese 2. Costabruchstelle aber bestenfalls nur eben angedeutet. Vor allem aber weicht *Meoneurites* von allen rezenten Carnidae durch das Fehlen der Mesopleuralborsten, der sa und durch das Vorhandensein von 3 sc ab. Sie kann daher, wenn sie überhaupt zu den Carnidae gehört, nur in die Stammgruppe dieser Familie gestellt werden.

Meoneurites enigmatica **novum genus, nova spec.** (Abb. 273—282, 284)

Holotypus: 1 ♀, Paläontologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin, coll. Berendt.

Paratypus: 1 ♀, Nr. Ar 1299/7, Geolog.-paläontologisches Institut der Universität Tübingen.

Der Holotypus ist leider in 2 Stücke zerbrochen. Die Körperwand des Kopfes und des Thorax ist größtenteils herausgelöst, so daß nur der Abdruck erhalten ist. Das hat aber den Vorteil, daß auch die feinsten Härchen mit unübertrefflicher Klarheit zu erkennen sind. Auch der Paratypus ist schlecht erhalten, von der Oberfläche her angeschnitten, teilweise mazeriert und mit Luft gefüllt; der linke Flügel fehlt. An den entscheidenden Merkmalen läßt sich aber erkennen, daß beide Exemplare ausgezeichnet miteinander übereinstimmen. Über einzelne Merkmale lassen sie einander ergänzende Feststellungen zu.

Die Verschiedenheit der Kopfform bei den beiden Exemplaren (Abb. 275 und 276) ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß vom Kopf des Holotypus nur der Abdruck erhalten ist, der die Kopfform nicht plastisch hervortreten läßt. Die wahre Kopf-

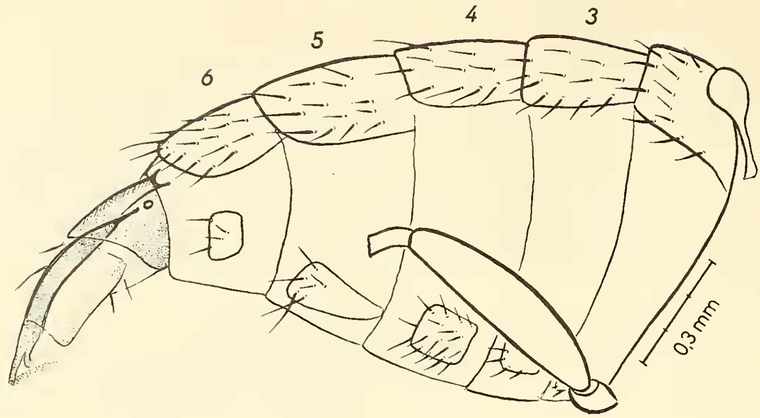


Abb. 282. *Meoneurites enigmatica* n. sp. Holotypus, ♀. Abdomen schräg von unten.

form zeigt offenbar der Paratypus (Abb. 275). Bei ihm tritt auch die Übereinstimmung mit *Meoneura* besonders deutlich in Erscheinung. Kurze, deutlich divergierende pvt sind bei beiden Exemplaren vorhanden. Sie sind nur sehr wenig länger und kräftiger als 1 Paar seitlich hinter ihnen stehende occi. Oc, vte, vti und 4 Frontorbitalborsten sind vorhanden. Von diesen ist die vorderste beim Holotypus nach innen gebogen. Die 3 anderen sind beim Holotypus etwas nach oben und außen gebogen. Beim Paratypus sind sie mehr nach oben und nicht deutlich nach außen gebogen. Die beiden vorderen reklinaten ors sind bei beiden Exemplaren kürzer und schwächer als die oberste. Die Mittelstrieme der Stirn ist mit verhältnismäßig kräftigen Börstchen besetzt, von denen einige besonders kräftige, nach innen geneigte jederseits der Mittellinie auf einer gegen die

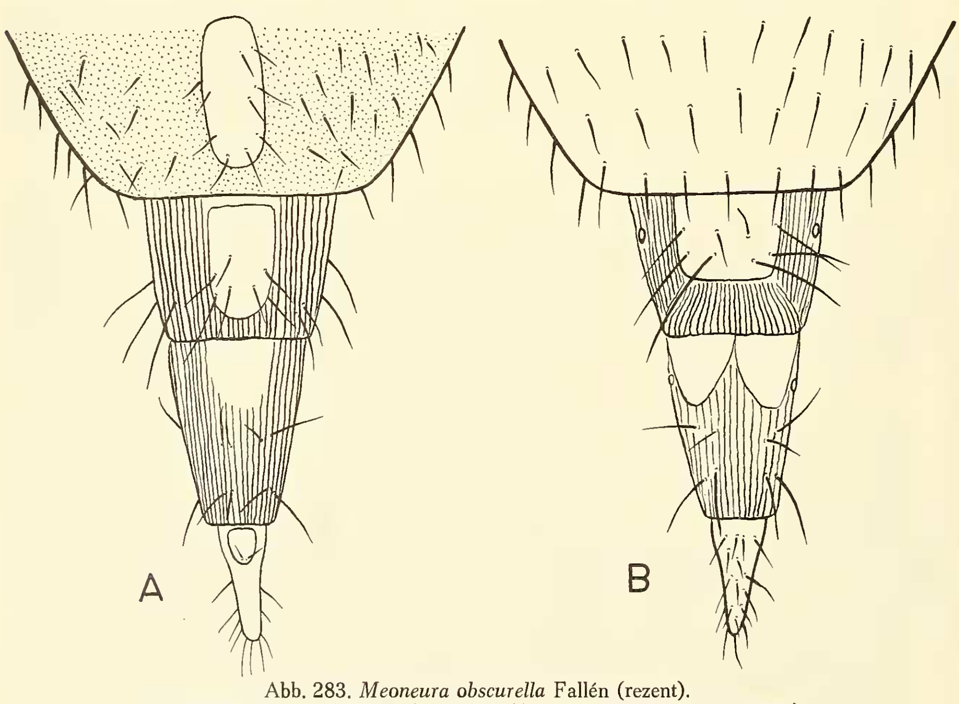


Abb. 283. *Meoneura obscurella* Fallén (rezent).
Endsegmente des weiblichen Abdomens (A: Ventralseite; B: Dorsalseite).

Mittellinie nach vorn konvergierenden Reihe stehen (Abb. 273). Einige Börstchen stehen auch zwischen den Frontorbitalborsten. Beim Paratypus sind in der Frontalansicht nur am vorderen Rande der Stirn nur 1 Paar if zu erkennen. Die Profilansicht macht aber deutlich, daß die Stirn wie beim Holotypus mit kurzen Härchen besetzt ist. Deren Anordnung ist jedoch nicht zu ermitteln. Oc sind beim Paratypus nur in der Profilansicht deutlich zu erkennen. Backen am unteren Rande mit einer Reihe von Borsten, deren vorderste, längste und kräftigste die Vibrisse ist. Vor allem beim Paratypus ist mit vollkommener Deutlichkeit zu erkennen, daß die Fühler in tiefen und scharf begrenzten, in der Mitte durch einen verhältnismäßig breiten Zwischenraum getrennten Fühlergruben liegen. Die Fühlerborste ist bei beiden Exemplaren kurz behaart. Labellen klein. Form des Rüssels wie in Abb. 275 dargestellt.

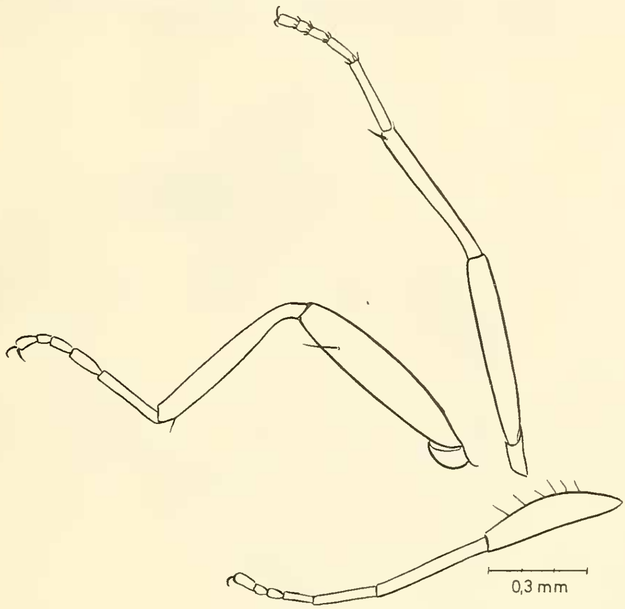


Abb. 284. *Meoneurites enigmatica* n. sp. Holotypus, ♀. Beine.

Thorax (Abb. 278, 279) mit 1 h, 2 n, 1 prs, 0 sa, 2 pa (die hintere kurz und fein), 2 dc (vordere kürzer und schwächer als die hintere) und 3 (Paar) sc, von denen die apikalen nach oben gerichtet und viel länger und kräftiger sind als die lateralen. Behaarung des Mesonotums kurz und gleichmäßig. Eine außerordentlich kurze und feine Propleuralborste ist nur beim Holotypus zu erkennen. Mesopleura vollkommen nackt und ohne Makrochaeten. Sternopleura behaart, am hinteren oberen Rande mit 2 kräftigen Sternopleuralborsten.

Im Flügel (Abb. 280, 281) ist die Costa bis zur Mündung von m_1 entwickelt. Eine deutliche Bruchstelle ist nur an der Mündung von sc vorhanden. Sie liegt der Mündung von r_1 ziemlich nahe. Hintere Querader (tp) verhältnismäßig weit vom Flügelrande entfernt. Sie ist kürzer als der letzte Abschnitt von m_4. Abschlußader der Analzelle (cu_{1b}) nur wenig gekrümmt, nicht rückläufig. Die ganz gerade verlaufende Analader (cu_{1b} + 1a) erreicht den Flügelrand nicht. Alula schmal.

Im Abdomen (Abb. 277, 279, 282) liegen 6 Segmente frei. Die beiden Segmente 7 und 8 scheinen eine Art Legrohrscheide zu bilden (siehe oben), doch ist der Bau dieser Segmente bzw. der des Legrohres bei keinem der beiden Exemplare genau zu erkennen.

Beine ohne Besonderheiten (siehe Abb. 284).

Körperlänge: etwa 2 mm.

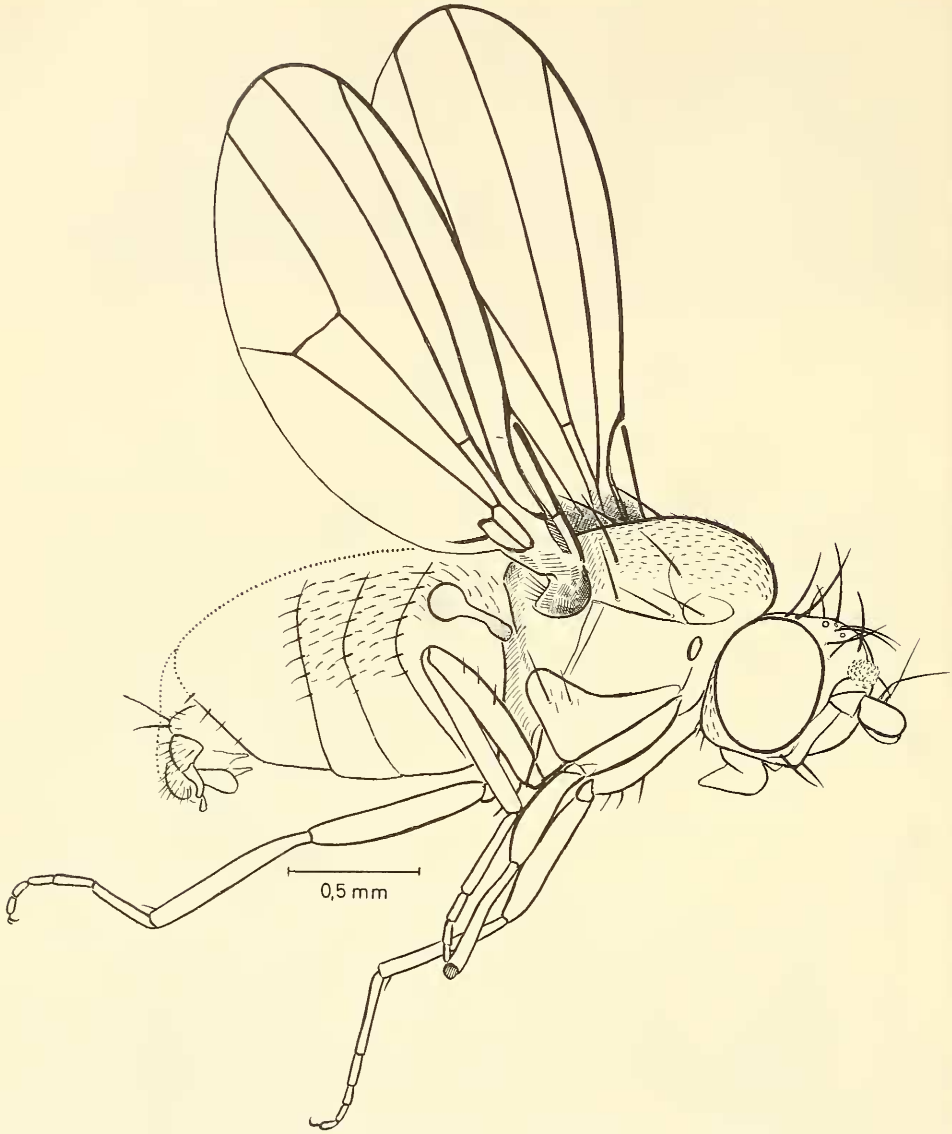


Abb. 285. *Pareuthychaeta electrica* n. sp. Holotypus, ♂. Habitus.

Familie **Diastatidae** (Drosophiloidea)

An der Zugehörigkeit der beiden nachstehend unter dem Gattungsnamen *Pareuthychaeta* beschriebenen Arten zu den Drosophiloidea besteht kein Zweifel. Beide besitzen das charakteristische abgeleitete Grundplanmerkmal dieser Gruppe: die proklinate Frontorbitalborste. Das Merkmal kommt zwar auch bei anderen Gruppen der Cyclorrhapha (Calyptratae, einigen Milichiidae und Aulacigastridae) vor, aber diese können nach den übrigen Merkmalen ausgeschlossen werden.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, in welche Teilgruppe der Drosophiloidea die Bernsteinformen gehören. Als engere monophyletische Gruppen sind die Camillidae, Ephydridae, die Curtonotidae und die Drosophilidae gut begründet (siehe HENNIG 1958).

Bei den vorliegenden Bernsteinfossilien ist keines der für diese Gruppen charakteristischen abgeleiteten Grundplanmerkmale vorhanden. Demnach käme für sie nur Zugehörigkeit zu den Diastatidae in Frage. Aber die diagnostischen Merkmale dieser Familie haben ausschließlich plesiomorphen Charakter: Unter dem Namen Diastatidae werden diejenigen Arten der Drosophiloidea zusammengefaßt, denen die abgeleiteten Grundplanmerkmale der übrigen Familien noch fehlen. Auch das Fehlen des 7. Abdominalstigmas im männlichen Postabdomen, das von mir (1958) als apomorphes Merkmal der Diastatidae genannt wurde, kann nicht als solches gelten, denn dieses Stigma ist nach McAlpine (1962) bei *Campichoeta* vorhanden. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Diastatidae eine paraphyletische Gruppe sind, ist trotzdem sehr gering. Immerhin wäre es sehr wünschenswert, wenn die Annahme von der Monophylie auch dieser Familie der Drosophiloidea durch eingehendere Untersuchungen einwandfrei begründet werden könnte.

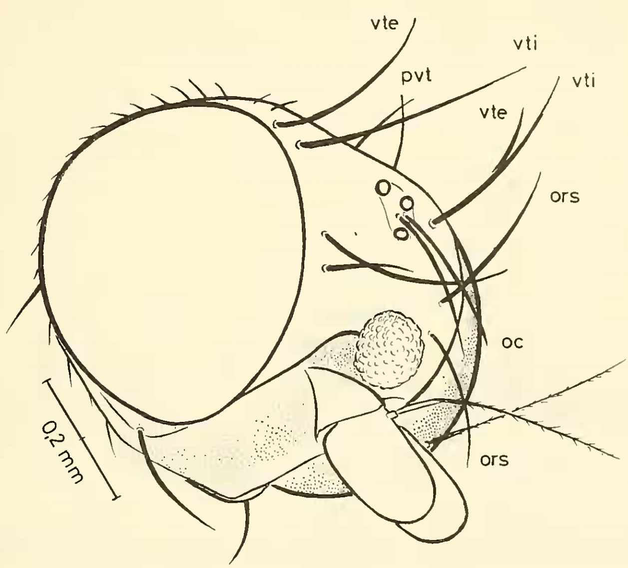


Abb. 286. *Pareuthychaeta electrica* n. sp. Holotypus, ♂. Kopf schräg von vorn.

Unter diesen Umständen läßt sich nicht sicher begründen, daß die vorliegenden Bernsteinfossilien mit den rezenten Diastatidae näher verwandt sind als mit irgendeiner anderen Familie der Drosophiloidea, selbst wenn sie die diagnostischen Merkmale der rezenten Diastatidae besitzen. Sie könnten in die Stammgruppe einer anderen Familie oder sogar in die Stammgruppe der gesamten Drosophiloidea genauso gut gehören wie in die der Diastatidae. Daß ich sie trotzdem zu den Diastatidae und nicht zu einer der anderen Familien stelle, beruht auf den folgenden Überlegungen: Wenn meine Vorstellungen von den Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den verschiedenen Familien der Drosophiloidea (Hennig 1958, p. 662, Fig. 324) richtig sind, dann folgt aus dem Nachweis der Gruppe Curtonotidae — Drosophilidae (siehe *Electrophortica*, S. 202) und der Gruppe Camillidae — Ephydridae (siehe *Protocamilla*, S. 195) im Bernstein, daß es zur Bernsteinzeit auch Diastatidae bereits gegeben haben muß. Deren tatsächlicher Nachweis im Bernstein würde also nur bestätigen, was man ohnehin annehmen muß. Da nun die vorliegenden Tiere *(Pareuthychaeta)* die abgeleiteten Merkmale der im Bernstein durch andere Arten nachgewiesenen Familien nicht besitzen, und da ihre Merkmale die Zugehörigkeit zu den Diastatidae wenn nicht beweisen, so doch auch nicht ausschließen, so hat die Annahme, daß sie tatsächlich zu dieser Familie gehören, wohl am

meisten für sich. Zum mindesten ist es diejenige Annahme, die keinerlei Folgerungen nach sich ziehen kann, zu denen man nicht aus dem Nachweis anderer Familien im Bernstein ohnehin kommen müßte.

Die beiden aus dem Bernstein vorliegenden, unter dem Gattungsnamen *Pareuthychaeta* zusammengefaßten Arten unterscheiden sich in einigen Merkmalen nicht unerheblich voneinander. Sie stimmen aber miteinander in der Ausbildung der Frontorbitalborsten überein, und sie scheinen in diesem Merkmal stärker abgeleitet zu sein als alle rezenten Diastatidae. Das schließt aber ja die Möglichkeit ihrer Zugehörigkeit zur Stammgruppe dieser Familie (als „Seitenzweige", die ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen) nicht aus.

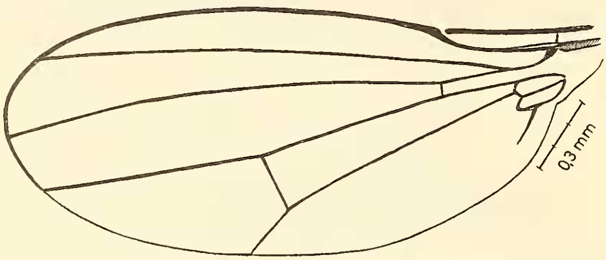


Abb. 287. *Pareuthychaeta electrica* n. sp. Holotypus, ♂. Flügel.
Costaldörnchen vorhanden, aber in der abgebildeten Lage des Flügels nicht erkennbar.

Über die Entwicklung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloidea habe ich (1958, p. 513) eine Hypothese entwickelt, nach der die proklinate Frontorbitalborste auf verhältnismäßig breiten Scheitelplatten zwischen den eigentlichen (reklinaten) ors und dem Augenrande entstanden ist durch Verstärkung und Verlängerung eines der Börstchen, die oft an dieser Stelle zu finden sind. Später wäre sie vor die ors und noch später nach innen verschoben worden. Da bei *Pareuthychaeta* aus dem Bernstein die proklinate Frontorbitalborste vor der reklinaten steht, wäre diese Gattung nach der skizzierten Hypothese in diesem Merkmal stärker abgeleitet als alle rezenten Diastatidae, bei denen die proklinate Borste (noch) außen neben den reklinaten steht. Nun könnte man vielleicht die etwas auffällige Tatsache, daß bei allen Drosophiloidea aus dem Bernstein (Diastatidae, Camillidae, Drosophilidae) die proklinate vor den (bzw. der) reklinaten steht, für die meine Hypothese widerlegende Annahme ins Feld führen, daß dies die ursprüngliche Stellung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloidea sei, und daß von dieser Lage aus die proklinate Borste entweder nach außen (rezente Diastatidae; viele Ephydridae) oder nach innen (viele Drosophilidae) verschoben worden sei. Meiner Ansicht nach spricht gegen diese Annahme, daß bei den fossilen Diastatidae nur eine reklinate Frontorbitalborste, bei den übrigen aber (ebenso wie bei vielen rezenten Drosophiloidea) 2 vorhanden sind, von denen die vordere mehr oder weniger reduziert (bedingt, wie es scheint, durch die Verschiebung der reklinaten Borste) sein kann. Das Vorhandensein von 2 reklinaten Borsten halte ich für den ursprünglicheren Zustand. Bei der rezenten *Euthychaeta spectabilis* Loew (Diastatidae) hat das Männchen 1, das Weibchen dagegen 2 reklinate Frontorbitalborsten. Da im Falle von Sexualdimorphismus die Weibchen den ursprünglicheren Merkmalszustand bewahrt zu haben pflegen, spricht auch das dafür, daß bei den Drosophiloidea (und bei den Diastatidae im besonderen) mehr als 1 reklinate ors zum Grundplan gehört. Man kann daher auch die Stellung der proklinaten ors vor der reklinaten bei *Pareuthychaeta* nicht als ein ursprüngliches Merkmal ansehen.

Abgesehen von den Frontorbitalborsten scheint *Pareuthychaeta* auch in der Ausbildung der Alula stärker abgeleitet zu sein als mindestens die rezente Gattung *Euthy-*

chaeta: Hier ist (ebenso wie bei anderen Drosophiloidea) noch eine breite, wohl entwickelte Alula vorhanden, während diese bei *Pareuthychaeta* (ähnlich wie bei den meisten rezenten Diastatidae) zu einem schmalen Streifen reduziert ist.

Es ist also nicht möglich, rezente Diastatidae von den im Bernstein gefundenen Arten abzuleiten. Diese dürften ausgestorben sein ohne Nachkommen zu hinterlassen. Man muß daher annehmen, daß es zur Bernsteinzeit (wenn auch nicht notwendigerweise im Bernsteinwalde) noch mindestens 1 weitere Art gegeben hat, von der die rezenten Diastatidae abstammen. Merkwürdig ist, daß *Pareuthychaeta minuta* in der Ausbildung des 3. Fühlergliedes recht gut mit der rezenten Gattung *Campichoeta* übereinstimmt, während die Fühler von *P. electrica* eher mit denen von *Euthychaeta* übereinstimmen. Wollte man daraus aber etwa auf eine nähere Verwandtschaft der beiden Bernsteinarten mit den genannten rezenten Gattungen schließen, dann wäre die Annahme von Konvergenz in der Entwicklung der Frontorbitalborsten (Konvergenz bei *minuta* und *electrica,* wenn man die Ausbildung der Borsten bei diesen beiden Arten als abgeleitet ansieht, wie es oben geschehen ist; Konvergenz bei den rezenten Diastatidae, wenn man das Vorhandensein von 2 reklinaten ors als abgeleitet ansehen wollte) und auch in der Entwicklung der Alula auf keine Weise zu umgehen. Das ist nicht sehr wahrscheinlich. Vielleicht können die erwähnten Übereinstimmungen zwischen den Bernsteinarten und verschiedenen rezenten Gattungen in einzelnen Merkmalen aber als mittelbare Stütze für die Annahme ihrer Zugehörigkeit zu den Diastatidae (nämlich als unabhängige Manifestierung gewisser in dieser Familie wirksamer Entwicklungstendenzen) angesehen werden.

In der rezenten Fauna sind die Diastatidae mit etwa 20 Arten fast ausschließlich holarktisch (1 Art in Costa Rica, eine weitere in Argentinien) verbreitet.

Gattung *Pareuthychaeta* **novum genus**

Die Gattung weicht von allen rezenten Diastatidae dadurch ab, daß nur 1 reklinate Frontorbitalborste vorhanden ist und daß die proklinate ors vor dieser steht.

Species typica: *P. electrica* n. sp.

Pareuthychaeta electrica **nova spec.** (Abb. 285—289)

Holotypus: **1** ♂ ohne Nummer, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Kopf (Abb. 286) mit konvergierenden (gekreuzten) pvt, langen und kräftigen vte, vti, oc, 1 reklinaten und 1 proklinaten ors. Die proklinate ors steht verhältnismäßig weit vor der reklinaten und dem Augenrande nicht merklich näher als diese. Die Fühler sind nach vorn gestreckt. Das ist aber wahrscheinlich nur eine Folge der Einbettung im Bernstein. Das 3. Glied ist oval, etwa $1^1/_2$mal so lang wie breit. 2. Fühlerglied nur mit 1 Dorsalborste. Wangen linienartig schmal. Auch die Backen sind schmal. Eine lange und kräftige Vibrisse ist vorhanden. Gesicht mit einer nur sehr flachen Aufwölbung in der Mitte. Fühlerborste ziemlich kurz, aber deutlich behaart.

Thorax mit 1 h, 1 prs, 2 n, 2 dc, 1 sa, 2 pa (die hintere viel kürzer und schwächer als die vordere), 2 Paar sc (laterale erheblich länger und kräftiger als die gekreuzten apikalen). Eine Propleuralborste ist nicht zu erkennen. Meso- und Pteropleura nackt. Sternopleura (Abb. 288) mit einigen kurzen Härchen und 2 Sternopleuralborsten nahe am Oberrande, von denen die vordere kürzer und schwächer ist als die hintere.

Flügel (Abb. 287) nicht sehr von dem der rezenten Gattung *Euthychaeta* verschieden. Der Axillarlappen ist aber viel stärker abgerundet als bei dieser Gattung. Die Analader ist kürzer und etwas gebogen. Sie liegt dem Flügelrande näher als bei *Euthychaeta* und läuft diesem parallel. In diesen Merkmalen gleicht sie der Gattung *Campichoeta* (siehe Abbildungen bei McAlpine 1962). Von dieser Gattung unterscheidet sie aber die Stellung der hinteren Querader (tp): diese ist nicht kürzer als der Endabschnitt von m_4. Eine Alula ist nicht entwickelt. Möglicherweise ist sie nach hinten umgeschlagen; doch ist nichts davon zu erkennen. Wahrscheinlich ist sie, wenn überhaupt, nur als schmaler

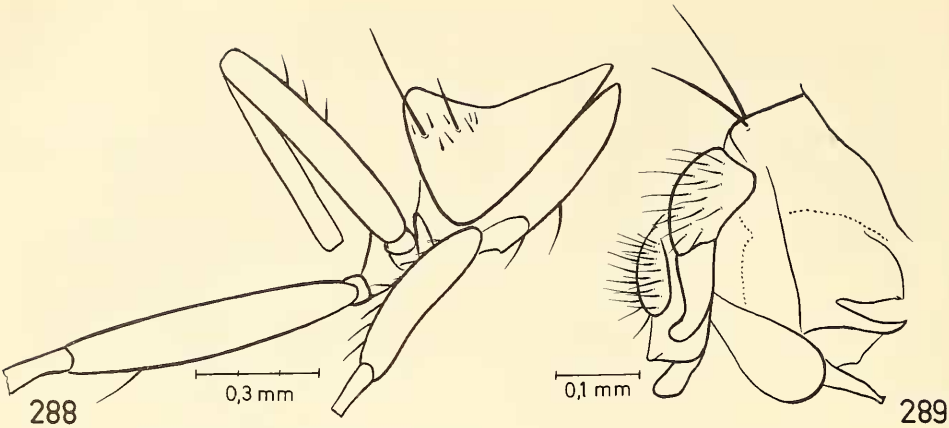


Abb. 288 und 289. *Pareuthychaeta electrica* n. sp. Holotypus, ♂.
288: Sternopleura und Schenkel aller 3 Beine einer Körperseite; 289: Hypopygium.

Streifen entwickelt. Hinter der h ist keine Spur einer Costabruchstelle vorhanden. Am Vorderrande des Flügels sind in Abständen einige kurze Costaldörnchen wie bei der folgenden Art vorhanden. Von der Seite aus, von der der Flügel gezeichnet ist (Abb. 287), sind sie aber nicht zu erkennen. Das Hypopygium (Abb. 289) ist frei. Paralobi ähnlich wie bei *Euthychaeta,* aber am Ende nach innen gebogen. An ihrer Basis ist eine Grenzlinie gegenüber dem Epandrium zu erkennen. Sie waren also wahrscheinlich frei beweglich.

An allen Schienen sind wohlentwickelte dorsale Praeapikalborsten vorhanden.

Körperlänge: etwa 2,6 mm.

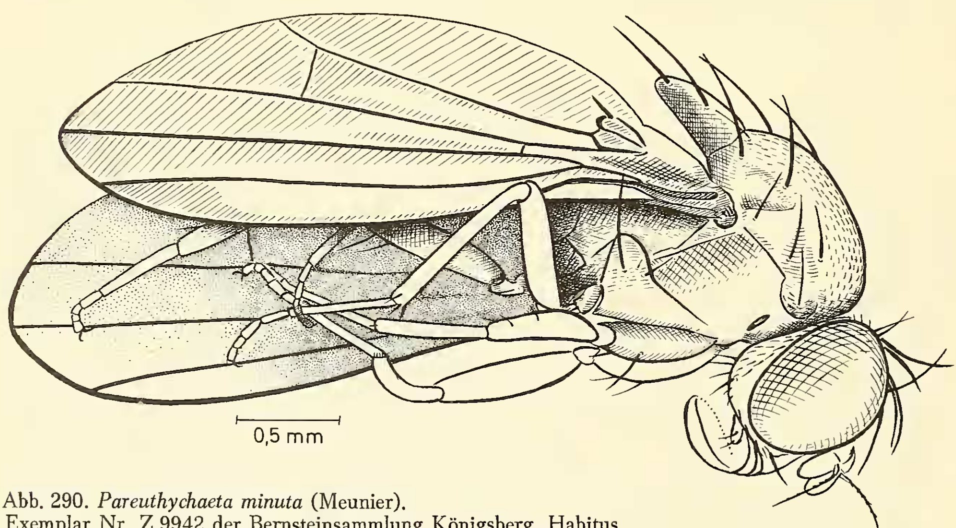


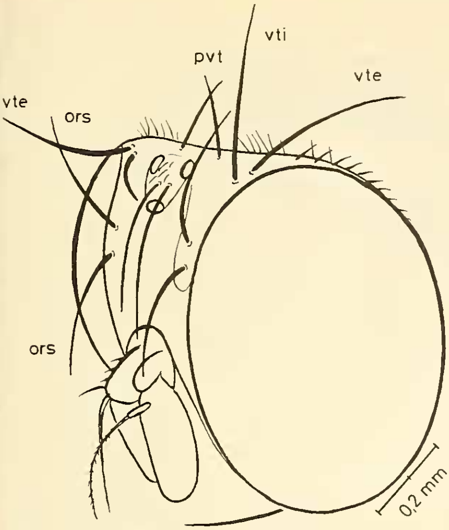
Abb. 290. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier).
Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Habitus.

Pareuthychaeta minuta (Meunier) (Abb. 290—296)

1904 Meunier, Feuille jeunes Naturalistes 35 (= IV. sér., 5), p. 24, Fig. 4, 5 (Habitus, Vordertarsen): *Helomyza.*

Lectotypus: 1 ♀ Nr. Z 9942, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Das zweite von Meunier erwähnte Exemplar (Nr. 215) ist nicht aufzufinden und wahrscheinlich nicht erhalten. Damit wird das einzige vorhandene Exemplar zum Lectotypus.



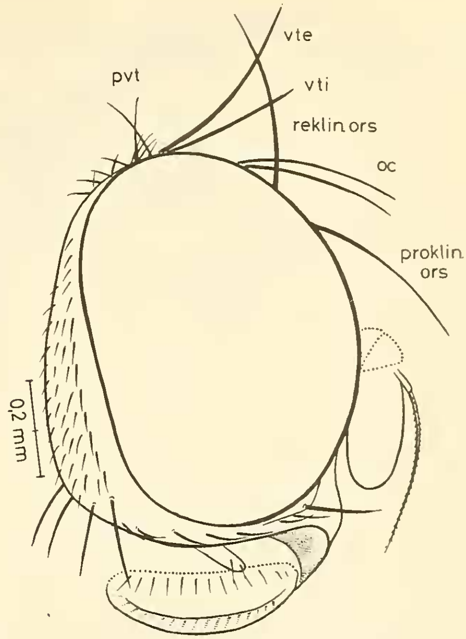


Abb. 291. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Kopf (Schrägaufsicht auf die Stirn).

Abb. 292. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Kopfprofil.

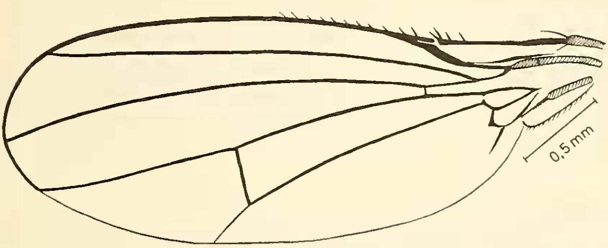
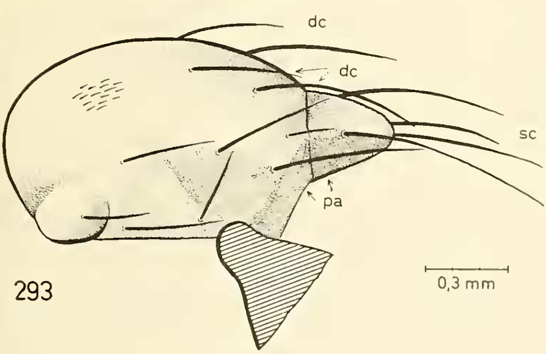
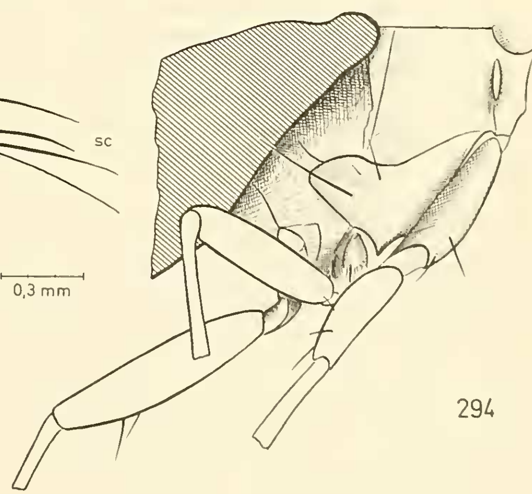


Abb. 295. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Flügel. Die Fläche des Flügels ist etwas konvex nach oben gewölbt.



293



294

Abb. 293 und 294. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. 293: Thorax schräg von oben; 294: Pleuren des Thorax und Schenkel aller Beine der rechten Körperseite.

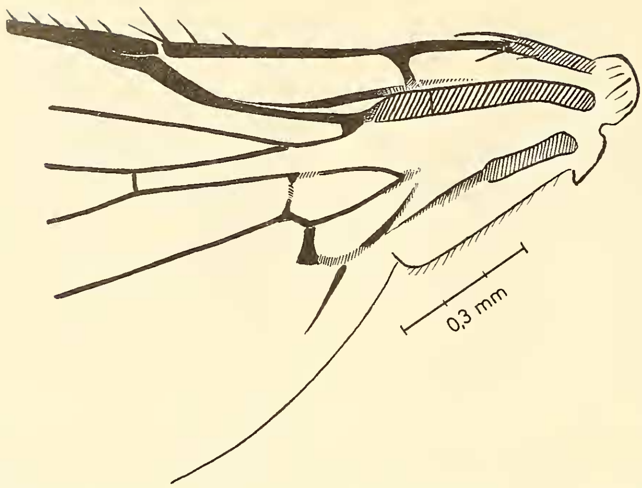


Abb. 296. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Flügelbasis. Endabschnitt von sc mit r_1 verschmolzen. Alula schmal.

Die Art ist der vorstehend beschriebenen so ähnlich, daß man annehmen könnte, es handle sich um das Weibchen dieser Art. Dagegen sprechen aber einige Unterschiede, die wahrscheinlich nicht auf Sexualdimorphismus zurückzuführen sind:

Das 3. Fühlerglied ist knapp 2mal so lang wie breit. Im Bau der Fühler (Abb. 292) ähnelt die Art der rezenten Gattung *Campichoeta*. Im Flügel (Abb. 295, 296) scheint die Basalquerader (tb) etwas schwächer ausgebildet zu sein als bei *electrica*. Hinter der h hat die Costa eine schwache Stelle; sie ist aber hier nicht eigentlich unterbrochen. Eine schmale, streifenförmige Alula ist deutlich zu erkennen.

Körperlänge: etwa 2,5 mm.

Familie **Camillidae**

Die Zuordnung der nachstehend beschriebenen Art zu den Camillidae beruht auf etwas komplizierten Überlegungen. Keinerlei Zweifel besteht an der Tatsache, daß sie zu der von den Camillidae und Ephydridae gebildeten Verwandtschaftsgruppe gehört: die für diese charakteristischen abgeleiteten Merkmale (siehe Hennig 1958) sind vorhanden. Zwischen den beiden genannten Familien besteht ziemlich sicher ein Schwestergruppenverhältnis. Um diese Annahme mit völliger Sicherheit zu begründen, müßten aber ebenso wie für die Ephydridae so auch für die Camillidae abgeleitete Grundplanmerkmale nachgewiesen werden. Das ist aber bisher noch nicht geschehen. In allen hinsichtlich ihrer Entwicklungsstufe deutbaren Merkmalen, in denen sich die Camillidae von den Ephydridae unterscheiden, sind die Camillidae ursprünglicher als diese. Das wiegt, soweit nur die rezenten Arten in Betracht kommen, nicht schwer; denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß einige der wenigen (8!) und einander sehr ähnlichen Arten der rezenten Gattung *Camilla* (der einzigen Gattung der Camillidae) mit den Ephydridae näher verwandt sind als die anderen. Bei der Beurteilung von Fossilien aber ist der Umstand, daß von den Camillidae keine abgeleiteten Merkmale bekannt sind, bedeutungsvoll: Fossilien mit den diagnostischen Merkmalen der rezenten Camillidae könnten ebensogut in die Stammgruppe der Camillidae + Ephydridae gehören.

Das Verbreitungsbild, die hohe Artenzahl und die große Vielgestaltigkeit der Ephydridae in Morphologie und Lebensweise sprechen allerdings dafür, daß diese Familie bereits verhältnismäßig lange vor der Bernsteinzeit enstanden ist, auch wenn

sie bisher aus dem Bernstein noch nicht nachgewiesen wurde.[1] Damit aber wird es auch wahrscheinlich, daß Fossilien aus der Bernsteinzeit mit den diagnostischen Merkmalen der Camillidae wirklich zu dieser Familie und nicht etwa in die Stammgruppe der Camillidae + Ephydridae gehören. Mit morphologischen Gründen kann das zur Zeit allerdings bestenfalls aus der Stellung der Frontorbitalborsten gestützt werden: Wenn meine Hypothese über die Entwicklung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloidea (1958 und oben S. 190) richtig ist, dann sind die Ephydridae wenigstens darin ursprünglicher als die Camillidae, daß in ihrem Grundplan die proklinate ors noch außerhalb der reklinaten (d. h. näher am Augenrande) steht. Bei den Camillidae wäre sie (ebenso wie konvergent auch bei manchen abgeleiteten Ephydridae und bei den Drosophilidae) nach vorn gerückt. Darauf, daß dies bei den Camillidae tatsächlich unabhängig von der parallelen Entwicklung, die sich bei den Ephydridae vollzogen hat, geschehen ist, könnte vielleicht die Tatsache hinweisen, daß zwischen der proklinaten und der kräftigen reklinaten ors hier noch ein feines Börstchen steht, das als Rudiment einer 2., für den Grundplan der Drosophiloidea anzunehmenden (siehe oben S. 190) reklinaten ors gedeutet werden könnte. Bei den Ephydridae ist dagegen stets nur 1 reklinate ors vorhanden, auch wenn die proklinate ors nicht vor dieser, sondern näher am Augenrande steht. Das könnte man so deuten, daß bei den Ephydridae die vordere reklinate ors, im Gegensatz zu den Camillidae, vollständig verlorenging, ehe die proklinate ors nach vorn und innen verschoben wurde. Aber diese Annahmen über die Entwicklung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloidea sind noch in hohem Maße spekulativ und daher wenig beweiskräftig. Immerhin stimmt *Protocamilla* in der Ausbildung ihrer Stirnborsten auf das Genaueste mit den rezenten Camillidae überein. Auch das feine reklinate Börstchen zwischen der proklinaten und der kräftigen reklinaten ors ist vorhanden. Wahrscheinlich spricht das doch für die Zugehörigkeit von *Protocamilla* zu den Camillidae.

Die wenigen (8) rezenten Arten der Familie sind bisher fast ausschließlich aus Europa bekannt. Eine dieser Arten wurde vor kurzem auch in Nordamerika (eingeschleppt?) gefunden (McAlpine 1960 b). Außerdem scheint nur noch eine Art aus Afrika (*C. africana* Bezzi) mit Sicherheit in die Familie zu gehören. Über die Lebensweise ist bisher nichts bekannt.

Nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Protocamilla* und bestimmten rezenten Arten lassen sich nicht nachweisen. *Protocamilla* dürfte in die Stammgruppe der Camillidae gehören. In der Ausbildung der basalen Querader (tb) des Flügels und der dorsalen Praeapikalborsten aller Schienen scheint sie etwas ursprünglicher zu sein als die rezenten Arten. Der sehr ausgeprägte Sexualdimorphismus scheint aber zu beweisen, daß diese nicht von ihr abgeleitet werden können, denn über einen solchen Sexualdimorphismus ist bei rezenten Camillidae meines Wissens nichts bekannt. *Protocamilla succini* dürfte ausgestorben sein, ohne Nachkommen zu hinterlassen.

Protocamilla succini **novum genus, nova spec.** (Abb. 297—306)

Holotypus und Paratypen: 2 ♂♂, 1 ♀ Nr. In. 22204, Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.) London: Dr. H. Loew Coll., Purch'd. F. A. B. Lord, July 1922. Alle 3 Tiere in einem Bernsteinblock von etwa 1 cm² Oberfläche, mit einem Zettel „mein" (in Loew's Handschrift) und (in Bleistift) „*Anthomyzina*" (vielleicht in Loew's Handschrift).

Paratypus: 1 ♀ „Ostpreußen, Min. Mus." im Zoolog. Museum Kopenhagen.

Kopf (Abb. 298, 299) höher als lang. Augen vertikal elliptisch. Auf dem vorderen Teil der Stirn sind feinste Härchen zu erkennen wie bei *Camilla*. Wie bei *Camilla* sind konvergierende pvt, vte, vti, oc, 1 kräftige reklinate und, vor dieser, 1 kräftige pro-

[1] Loew (1850) führt zwar *Ephydra* unter den Gattungen an, die er im Bernstein „mit Sicherheit erkannt zu haben" glaubt und nennt (1861) die „Ephydrinidae" unter den Familien, deren Vorkommen im Bernstein er für „ziemlich gesichert" hielt. Es ist aber möglich bzw. wahrscheinlich, daß er die nachstehend unter dem Namen *Protocamilla succini* beschriebene Art vor sich hatte.

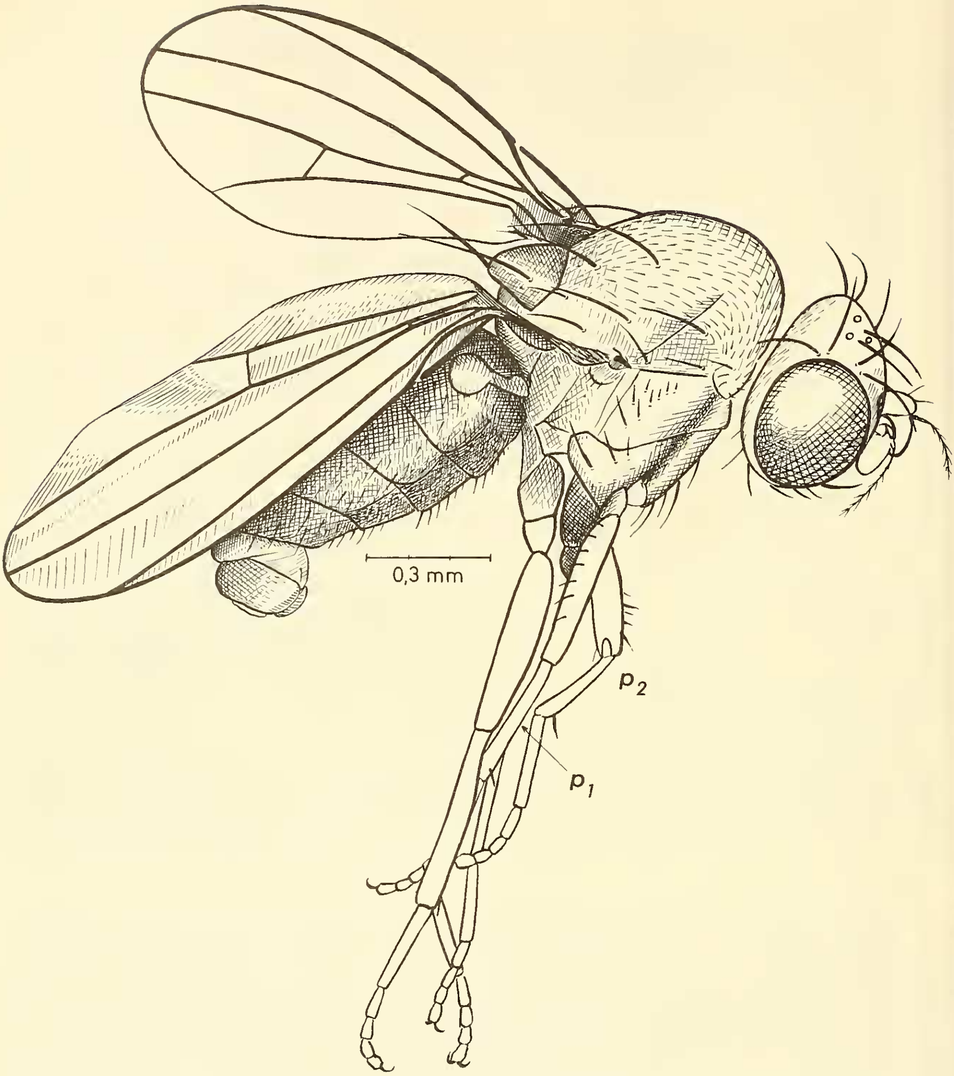


Abb. 297. *Protocamilla succini* n. sp. Paratypus ♀ (Zoologisches Museum Kopenhagen). Habitus.

klinate ors vorhanden. Zwischen beiden ors steht ein feines, nach oben gerichtetes Börstchen. Die Scheitelplatten liegen dem Augenrande an. Backen anscheinend schmäler als bei *Camilla*. Die Borsten am Unterrande der Backen sind im Gegensatz zu *Camilla* durchweg kürzer und schwächer als die einzige Vibrisse. Fühler (Abb. 302 B) nach unten gerichtet, 3. Glied elliptisch, etwa 1½mal so lang wie breit. Die Fühlerborste ist oben und unten gleichmäßig kurz gefiedert. Bei *Camilla* ist sie dagegen nach Duda (1934) „oberseits mit basal langen, apikalwärts rasch kürzer werdenden, gedrängt stehenden Strahlen besetzt, unterseits gleichmäßig sehr kurz behaart".

Thorax (Abb. 300, 301) mit 1 h, 1prs, 2 n, 1 sa, 2 pa (die hintere etwas kürzer und schwächer als die vordere), 2 dc und 2 (Paar) sc. Eine Propleuralborste ist vorhanden, aber meist schwer zu erkennen: sie ist nur bei einem der 4 vorliegenden Tiere auf der linken Körperseite ganz deutlich. Auf der Mesopleura ist am unteren Hinterrande eine

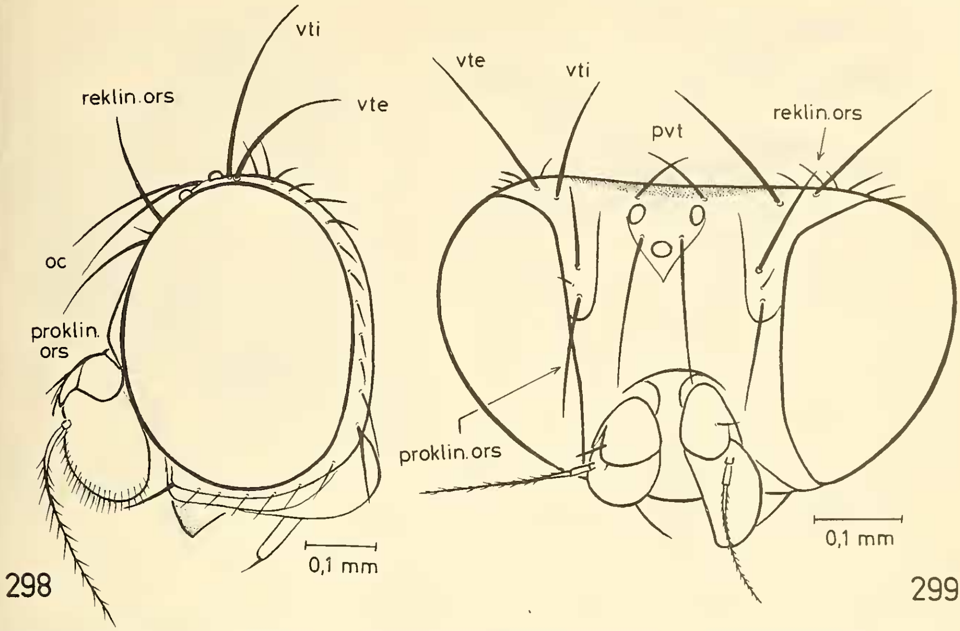


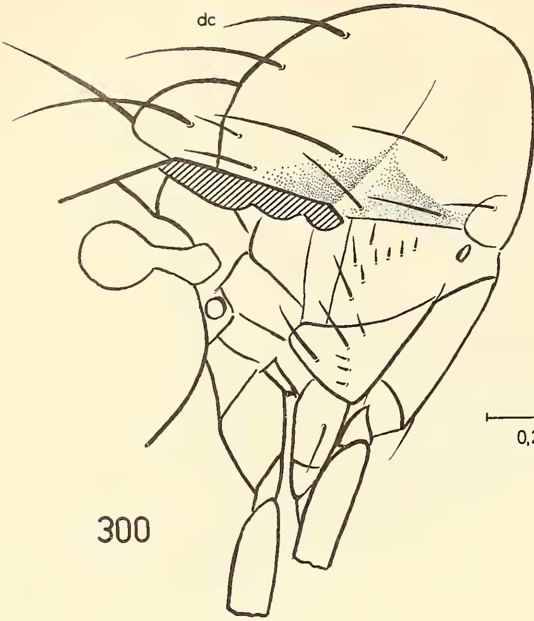
Abb. 298 und 299. *Protocamilla succini* n. sp. 298: Kopfprofil (♂ Nr. In. 22 204, British Meuseum). 299: Stirnansicht des Kopfes (♀ des Zoologischen Museums Kopenhagen). Fühler von weißlichen Trübungen verschleiert. Stirn vollkommen glatt, ohne Härchen.

längere und kräftigere Borste vorhanden, an die sich einige kürzere anschließen. Sternopleura schwach behaart. Von den beiden kräftigen Sternopleuralborsten am oberen Hinterrande ist die vordere kaum kürzer und schwächer als die hintere. Davor ist noch eine kurze Borste vorhanden. Beborstung des Thorax also wie bei *Camilla*.

Flügel (Abb. 302 A, 304) mit 2 Costabruchstellen. sc im Endabschnitt verblaßt. Am Vorderrande des Flügels sind, wie bei *Camilla*, in regelmäßigen Abständen etwas kräftigere Börstchen vorhanden. Diese sind aber kurz und nicht bei allen Flügeln deutlich zu erkennen. Costa bis zur Mündung von m_1 entwickelt. Analader fehlt. Auch die Analzelle hat genau dieselbe Form wie bei der rezenten Gattung *Camilla*. Eine Basalquerader (tb) ist offenbar vorhanden. Bei den Bernstein-Acalyptraten ist es zwar manchmal schwer, mit Sicherheit zu entscheiden, ob tb als wirkliche Ader ausgebildet ist oder nur als Falte, die vielleicht nur durch Verschmutzung oder weil der Flügel an der betreffenden Stelle abgeknickt ist, stärker in Erscheinung tritt. Ähnliches gilt für die Begrenzung der Analzelle und Teile der Analader. Bei *Protocamilla* scheint aber tb tatsächlich als Ader entwickelt zu sein, und wüßte man nicht, daß tb bei der rezenten Gattung *Camilla* fehlt (bzw. nur als Falte entwickelt ist), dann würde man gar nicht auf den Gedanken kommen, zu fragen, ob sie bei *Protocamilla* vielleicht nur scheinbar als deutliche Ader in Erscheinung tritt. Die Alula ist bei keinem der vorliegenden Tiere erkennbar. Sie ist bei allen Flügeln nach innen umgeschlagen, so daß nicht festgestellt werden kann, ob ihre Breite etwa von der bei der rezenten Gattung *Camilla* abweicht.

Dorsale Praeapikalborsten sind an allen Schienen, bei *Camilla* dagegen nur an den t_2 vorhanden. Bei *Protocamilla* sind sie an den t_1 und t_2 sehr deutlich zu erkennen, aber wohl auch an den t_3 vorhanden.

Beim Männchen ist zwischen Praeabdomen (5. Segment) und Hypopygium ein Segmentkomplex erkennbar. Es ist aber natürlich nicht zu entscheiden, ob wie bei der rezenten Gattung *Camilla* tatsächlich nur einer vorhanden ist oder ob ein selbständiges



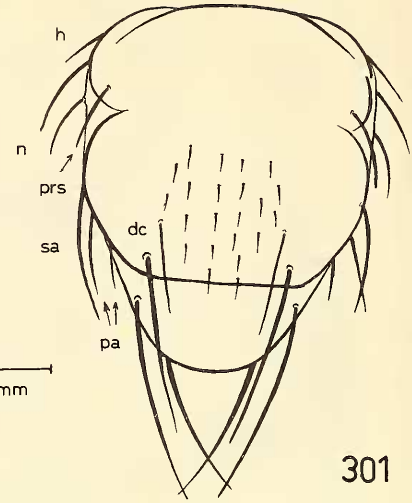


Abb. 300 und 301. *Protocamilla succini* n. sp. Paratypus, ♀ des Zoologischen Museums Kopenhagen. Thorax (300: Seitenansicht; 301: Dorsalansicht).

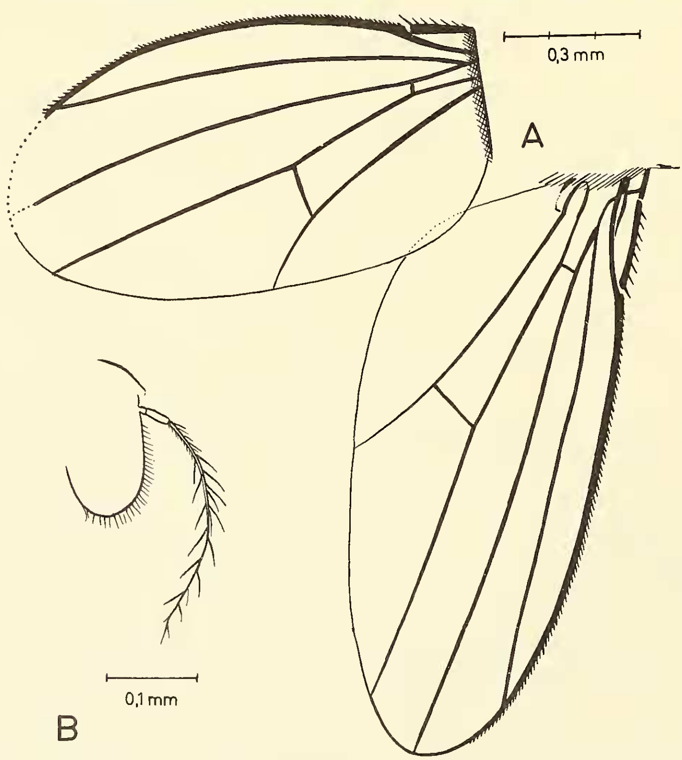
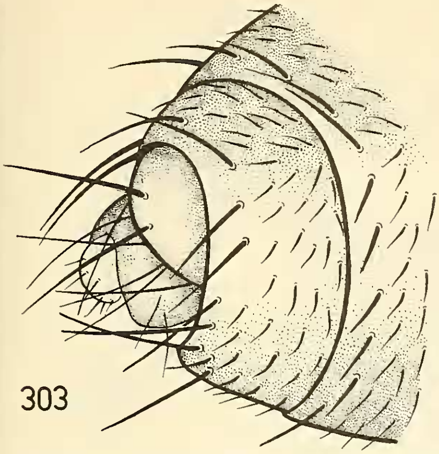
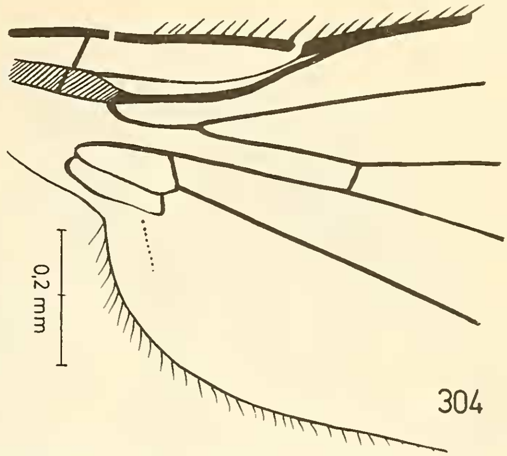


Abb. 302. *Protocamilla succini* n. sp. Paratypus, ♀ des Zoologischen Museums Kopenhagen. A: Flügel. (Linker Flügel an der Spitze stark nach unten gebogen. Rechter Flügel quer zur Längsachse stark gewölbt.) B: 3. Fühlerglied und Fühlerborste.



303



304

Abb. 303 und 304. *Protocamilla succini* n. sp. 303: Endsegmente des männlichen Abdomens (♂ Nr. In. 22 204 des British Museum); 304: Flügelbasis (♀ des Zoologischen Museums Kopenhagen).

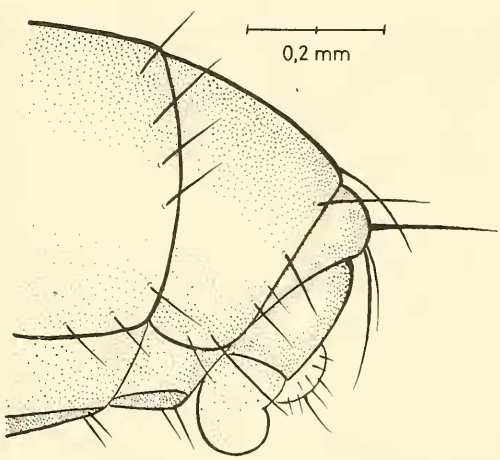


Abb. 305. *Protocamilla succini* n. sp. ♂ Nr. In. 22 204 des British Museum. Endsegmente des Abdomens von der Seite gesehen.

6. Tergit etwa unter dem 5. verborgen liegt. Das Hypopygium scheint größer zu sein als bei *Camilla*. Man müßte aber, um das mit Sicherheit sagen zu können, alle rezenten Arten vergleichen. Auffällig und charakteristisch ist eine Art Borstenkorb am Hinterende des männlichen Abdomens (Abb. 303, 305). Schon die Hinterrandborsten des 5. Tergites sind lang und kräftig. Der folgende Komplex trägt über dem Hinterrande zwei einzelne lange und kräftige Borsten und am Unterrande mehrere lange, über das Hypopygium gelegte Borsten.

Das Legrohr ist bei den beiden vorliegenden Weibchen nicht deutlich. Bei einem Tier (aus Kopenhagen) ist es durch eine große Luftblase oder dergleichen verhüllt. Bei dem anderen (British Museum) ragen aus der Öffnung am Hinterende des Abdomens einige lange, gebogene Borsten hervor, die wahrscheinlich an den Cerci sitzen.

Vorderschenkel in der Distalhälfte auf der Anteroventralseite mit einem kräftigen Dorn (Abb. 306). Dieser Dorn ist auch bei *Camilla glabra*, nicht aber bei anderen rezenten Arten der Gattung *Camilla* vorhanden. Beim Männchen stehen hinter ihm zwei kürzere Dörnchen. Beim Weibchen kann ich diese nicht finden. Besonders auf-

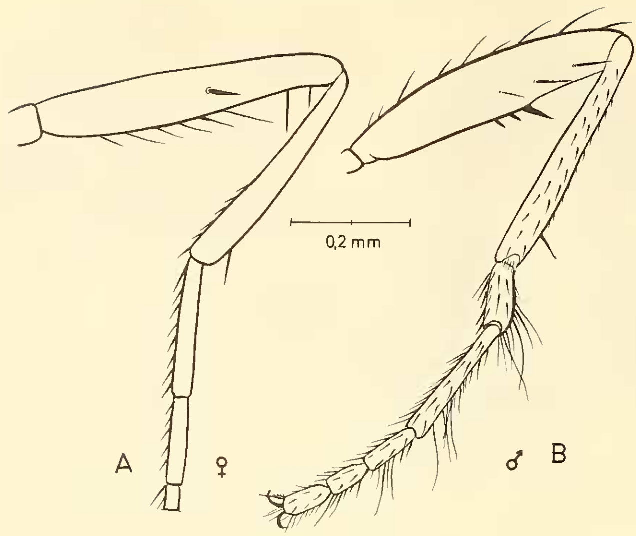


Abb. 306. *Protocamilla succini* n. sp. ♂ und ♀ Nr. In. 22 204 des British Museum. A: Linkes Vorderbein des ♀ von vorn (innen). B: Rechtes Vorderbein des ♂ von außen (hinten). Die einzelnen Abschnitte liegen nicht in einer Ebene. Das Tier wurde während des Zeichnens gedreht, um sie in die für jeden einzelnen Abschnitt günstigste Lage zu bringen.

fällig ist aber der Sexualdimorphismus der Vordertarsen: beim Männchen (Abb. 306 B) ist das 1. Tarsenglied verkürzt und verdickt, nur etwa halb so lang wie das lange 2. Tarsenglied. Auf der Vorderseite tragen das 1.—3. (das 2. und 3. nur in der Distalhälfte) lange Borstenhaare. Beim Weibchen (Abb. 306 A) ist das 1. Tarsenglied nicht verkürzt, sondern erheblich länger als das (im Vergleich zum Männchen) verhältnismäßig kurze 2. Glied. Von einer verlängerten Behaarung ist keine Spur vorhanden. Ein ähnlicher Sexualdimorphismus ist meines Wissens bei den rezenten Camillidae nicht bekannt.

Die Körperfärbung ist bei den 3 ausgezeichnet erhaltenen Tieren des British Museum bräunlich-gelb wie bei hellen *Drosophila*-Arten, so daß man auf den ersten Blick 3 Tiere aus dieser Gattung vor sich zu haben glaubt.

Körperlänge: knapp 2 mm.

Familie **Drosophilidae**

Loew (1850) nennt *Drosophila* unter den Gattungen, die er im Bernstein „mit Sicherheit erkannt zu haben" glaubte, und führt (1861) die Drosophilidae unter den Familien an, deren Vorkommen im Bernstein er für „ziemlich gesichert" hielt. Es ist recht wahrscheinlich, daß er die nachstehend unter dem Namen *Electrophortica succini* beschriebene Art vor sich hatte.

An der Zugehörigkeit dieser Art zu den Drosophilidae besteht keinerlei Zweifel. Alle für diese Familie charakteristischen abgeleiteten Merkmale (siehe Hennig 1958) sind bei ihr vorhanden. Dagegen ist es leider nicht möglich, ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten Gattungen und Arten der Familie genauer zu bestimmen. Das liegt vor allem daran, daß eine moderne, nach den Gesichtspunkten und mit den Methoden der phylogenetischen Systematik durchgeführte Monographie der Familie bisher fehlt. Im Hinblick auf die überragende Rolle, die zahlreiche Arten der Gattung *Drosophila* in der Evolutionsgenetik spielen, ist das ebenso erstaunlich wie bedauerlich. Es ist nicht einmal wahrscheinlich, daß zwischen den beiden Unterfamilien, die Duda (1935) unterscheidet (Steganinae und Drosophilinae) ein Schwestergruppenverhältnis besteht.

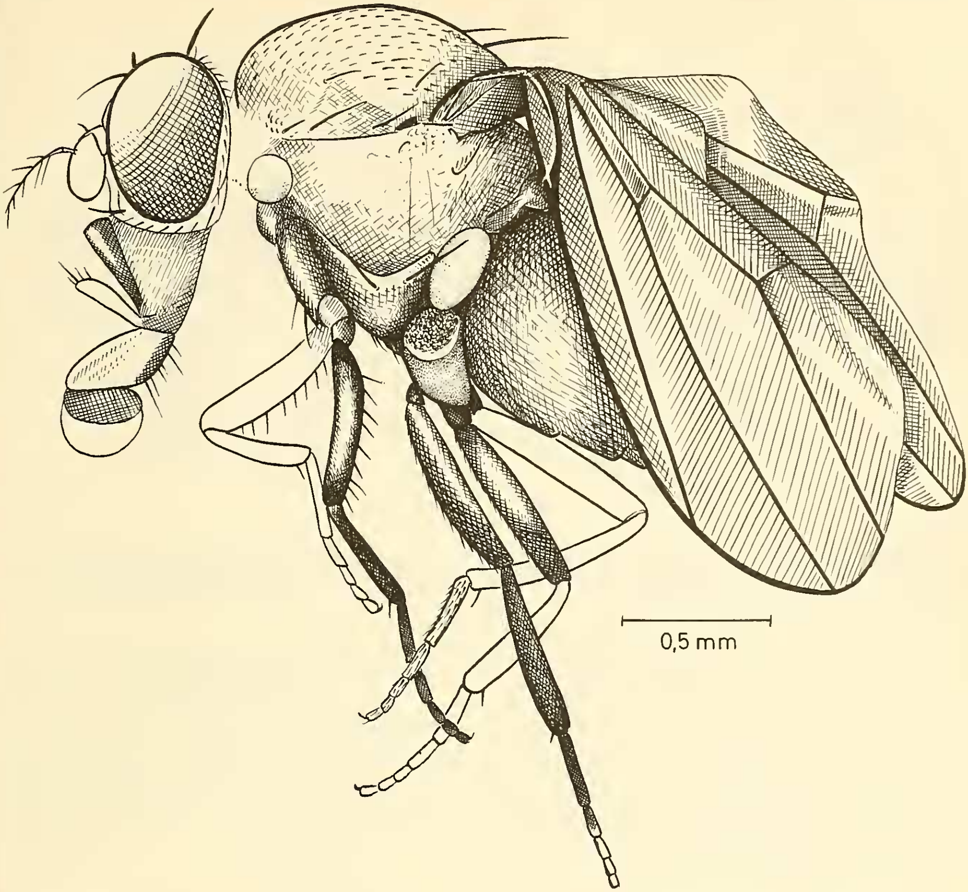


Abb. 307. *Electrophortica succini* n. sp. Paratypus, ♀ (Zoologisches Museum Kopenhagen „Henningsen 16-1-61"). Habitus.

Nach Duda's Bestimmungstabelle der rezenten Gattungen würde die Bernsteinform in die Gattung *Amiota* (mit den Untergattungen *Paraphortica* und *Phortica*) gehören. Das hat aber wenig zu besagen, weil die diagnostischen Merkmale, durch die sich *Amiota* (bzw. die Gruppe von Gattungen, die Duda in seiner Bestimmungstabelle unter diesem Namen vereinigt) von allen anderen Drosophilidae unterscheidet, ausschließlich plesiomorphe Merkmale sind. Das gilt ohne Zweifel für den „normalen" Verlauf der sc, den *Amiota* mit allen anderen Drosophilinae sensu Duda teilt, für das Vorhandensein einer deutlichen („farbigen, doppelt konturierten") Basalquerader (tb) und wahrscheinlich auch für die gefiederte Fühlerborste. Da eine mehr oder weniger lang gefiederte Arista bei den Curtonotidae (die vielleicht als Schwestergruppe der Drosophilidae anzusehen sind) vorhanden ist, gehört sie wohl auch zum Grundplan der Drosophilidae.

Die Tatsache, daß *Electrophortica* in den 3 genannten diagnostischen Merkmalen mit *Amiota* (sensu Duda) übereinstimmt, bedeutet also nicht, daß sie mit dieser rezenten Gattung tatsächlich am nächsten verwandt sein muß. Sie könnte ebensogut in die Stammgruppe aller rezenten Drosophilidae gehören oder sogar deren unmittelbare Stammart sein. Wahrscheinlich ist das aber nicht. Soweit sich bei den Acalyptratae Beziehungen der Bernsteinformen zu ihren rezenten Verwandten mit größerer Genauigkeit analysieren lassen, sind es fast immer engere monophyletische Guppen mit wenig

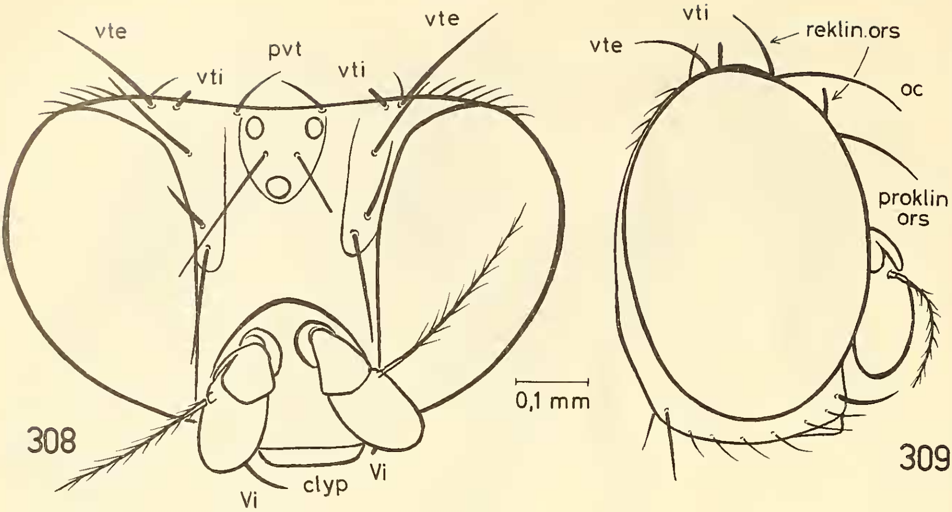


Abb. 308 und 309. *Electrophortica succini* n. sp. Holotypus, ♂. Kopf (308: Stirnansicht; 309: Profil). Linke Vibrisse, vti und rechte vordere reklinate ors abgebrochen und nur als Stumpf vorhanden.

über 100 (oder oft noch weniger zahlreichen) Arten, von denen sich Vertreter bereits im Bernstein finden. Danach sollte man annehmen, daß die Drosophilidae mit ihren wohl an die 1000 beschriebenen rezenten Arten zur Bernsteinzeit bereits in mehrere Teilgruppen aufgespalten waren. Das ist aber natürlich nur eine höchst unsichere Vermutung, und es wäre wichtig, gerade bei einer so artenreichen Gruppe Genaueres darüber zu wissen. Man kann nur hoffen, daß eine sorgfältige moderne Durcharbeitung der rezenten Drosophilidae später auch eine genaue Beurteilung der Bernsteinfossilien ermöglichen wird.

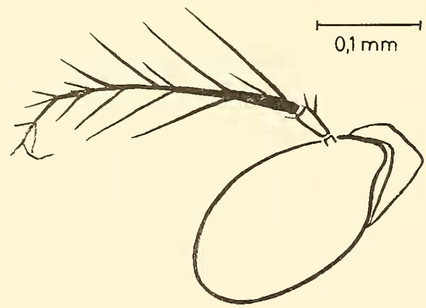


Abb. 310. *Electrophortica succini* n. sp. Paratypus, ♀ (Zoologisches Museum Kopenhagen „Henningsen 16-1-61"). 3. Fühlerglied (perspektivisch stark verkürzt) und Fühlerborste.

Electrophortica succini **novum genus, nova spec.** (Abb. 307—313)

Holotypus: 1 ♂ „Udland, Min. Mus.", Zoolog. Museum Kopenhagen.

Paratypus: 1 ♂ (?) „Börge Mortensen 12. 10. 60", ebendort.
1 ♀ „Ringköbing — Eguen, C. F. Madsen 2. 12. 1912", ebendort.
1 ♀ „Henningsen 16. 1. 61", ebendort.

Kopf (Abb. 308, 309) höher als lang. Augen vertikal elliptisch. Stirn nach oben nicht wesentlich verbreitert, ohne erkennbare Behaarung. Die Scheitelplatten liegen dem Augenrande an und erreichen den Vorderrand der Stirn nicht. Konvergierende pvt, vte,

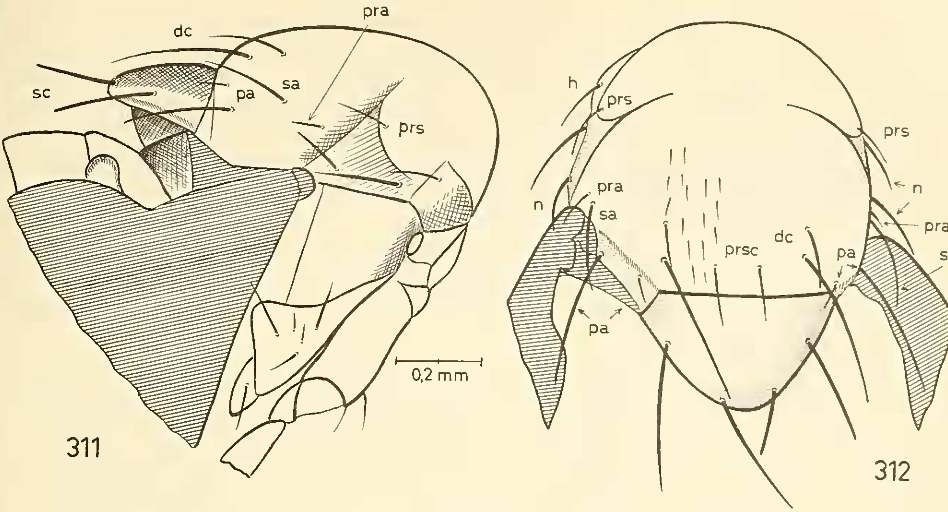


Abb. 311 und 312. *Electrophortica succini* n. sp. Holotypus, ♂. 311: Seitenansicht des Thorax (Scutellarborsten am Ende abgebrochen. Die auf der rechten Körperseite abgebrochene Humeralborste ist nach der linken Körperseite ergänzt); 312: Thorax (Dorsalansicht, etwas verdrückt).

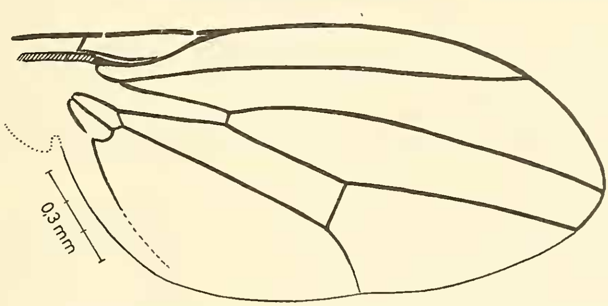


Abb. 313. *Electrophortica succini* n. sp. Holotypus, ♂. Flügel.

vti, oc, 2 reklinate und 1 proklinate ors sind vorhanden. Die vordere reklinate ors ist nicht viel kürzer und schwächer als die hintere. Die proklinate ors steht ein wenig weiter vom Augenrande entfernt als die reklinaten. Augen nackt. Wangen linienartig schmal. Backen schmal und überall gleich breit. An ihrem Unterrande eine einfache Reihe von Borsten, deren vorderste (Vibrisse) deutlich länger und kräftiger ist als die übrigen. Das Gesicht (die Praefrons) ist nicht deutlich gekielt. Fühler wie bei allen Drosophilidae nach unten gerichtet, das 2. Glied mit deutlichem Einschnitt. Das 3. Fühlerglied (Abb. 310) ist etwa $1^1/_2$mal so lang wie breit. Fühlerborste oben und unten gefiedert.

Thorax (Abb. 311, 312) mit 1 h, 1 deutlich entwickelten prs, 2 n, 1 pra („Postsuturale" nach Duda; schwach und etwa halb so lang wie die sa), 1 sa, 2 pa (vordere sehr lang und kräftig, hintere sehr kurz und schwach), 2 dc (vordere schwach und noch nicht halb so lang wie die hintere), 2 (Paar) sc (laterale länger als die gekreuzten apikalen). Eine Propleuralborste ist nicht erkennbar. Mesopleura nackt. Sternopleura behaart, in der Nähe des Oberrandes mit 2 kräftigen Sternopleuralborsten.

Flügel (Abb. 313) mit den Merkmalen der Familie. Die Costa erreicht die Mündung von m_1. Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 annähernd parallel. Die vordere Basalzelle ist durch eine deutliche Basalquerader (tb) abgeschlossen. Der Hinterrand der Flügel-

wurzel ist leider bei keinem der vorliegenden Exemplare ganz deutlich zu erkennen. Insbesondere gilt das für die Alula, die aber nicht anders entwickelt zu sein scheint als bei rezenten Arten. Das Axillarfeld ist abgerundet, nicht hervortretend. Die nur im Basalabschnitt deutliche Analader, die sich in eine Falte fortsetzt, läuft dem Hinterrande annähernd parallel. Alle Schienen mit deutlichen dorsalen Praeapikalborsten.

Die Körperfärbung erinnert bei einigen Exemplaren deutlich an die charakteristische rotgelbe Färbung rezenter *Drosophila*-Arten, bei anderen ist sie dunkler.

Körperlänge: etwa 2,7 mm.

Familie **Chloropidae**

Die bisherigen Meldungen über das Vorkommen der Chloropidae im Bernstein sind etwas undurchsichtig.

Loew (1850) gab an: „Ich glaube, die Gattungen ... *Chlorops* mit Sicherheit erkannt zu haben." Aber 1861 bezeichnete er das Vorkommen der „Oscinidae" im Bernstein nur als „ziemlich gesichert". Er war sich über die Zugehörigkeit der von ihm als Chloropidae gedeuteten Inklusen zu dieser Familie also doch nicht ganz sicher. Meunier (1895) schrieb über die Chloropiden des Bernsteins: «On connaît le genre *Chlorops*, Meigen (1803). J'ai trouvé le genre *Oscinis*, Latreille (1804). Loew a confondu ces diptères avec *Chlorops*.» Auf Meunier geht offenbar die Angabe von Handlirsch (1921) zurück, der bei den Chloropidae „2 Arten aus dem Bernsteine" verzeichnet und die Gattungen „*Oscinis* Latr., *Chlorops* Meig." nennt. Später hatte Meunier (1899, p. 178) noch auf eine weitere Chloropide aufmerksam gemacht, die sich in einem Bernsteinstück zusammen mit *Empis bulbirostris* Loew befinden sollte. Bei diesem, seither nicht wieder aufgefundenen Stück konnte er nicht entscheiden, ob es sich um «un vrai *Chlorops* Meig. ou un *Oscinis* Latr.» handelte. Mit *Oscinis* Latr. ist in diesen alten Meldungen offenbar *Oscinella* gemeint. Möglicherweise gehört auch *Agromyza aberrans* Meunier (1904) zu den Chloropidae (siehe S. 125).

Artbeschreibungen liegen (abgesehen von der zweifelhaften *Agromyza aberrans*) bisher nicht vor.

An diesen alten Meldungen wäre nur interessant zu wissen, ob sie sich auch auf Tiere mit den Merkmalen der Unterfamilie Chloropinae bezogen haben können, da diese als monophyletische Gruppe gut begründet ist. Die Beantwortung der Frage, ob

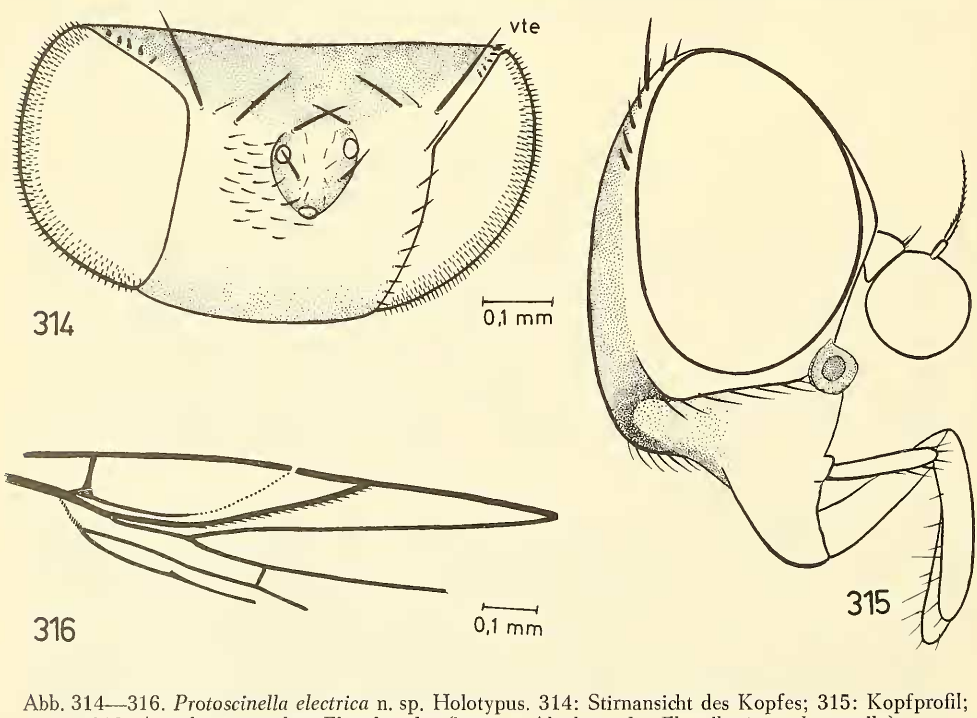


Abb. 314—316. *Protoscinella electrica* n. sp. Holotypus. 314: Stirnansicht des Kopfes; 315: Kopfprofil; 316: Ausschnitt aus dem Flügelgeäder (hinterer Abschnitt der Flügelbasis stark gewölbt).

die sehr artenreiche Familie zur Bernsteinzeit schon in Teilgruppen aufgespalten war, wäre aus verschiedenen Gründen sehr wichtig. Mit Hilfe der alten Meldungen läßt sie sich leider nicht beantworten. Bei der von Théobald (1937) aus dem Oligozän von Aix-en-Provence beschriebenen „*Chlorops*" *aquisextanus* läßt sich nicht einmal erkennen, ob sie wirklich zur Familie Chloropidae gehört.

An der Zugehörigkeit der nachstehend aus dem Bernstein beschriebenen Art zu den Chloropidae besteht nicht der geringste Zweifel. Dagegen ist es leider nicht möglich, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten Gattungen und Arten genauer zu bestimmen. Das liegt vor allen Dingen, ganz ähnlich wie bei den Drosophilidae, daran, daß es bisher keine befriedigende Monographie dieser artenreichen, rund 1200 rezente Arten umfassende Familie gibt.

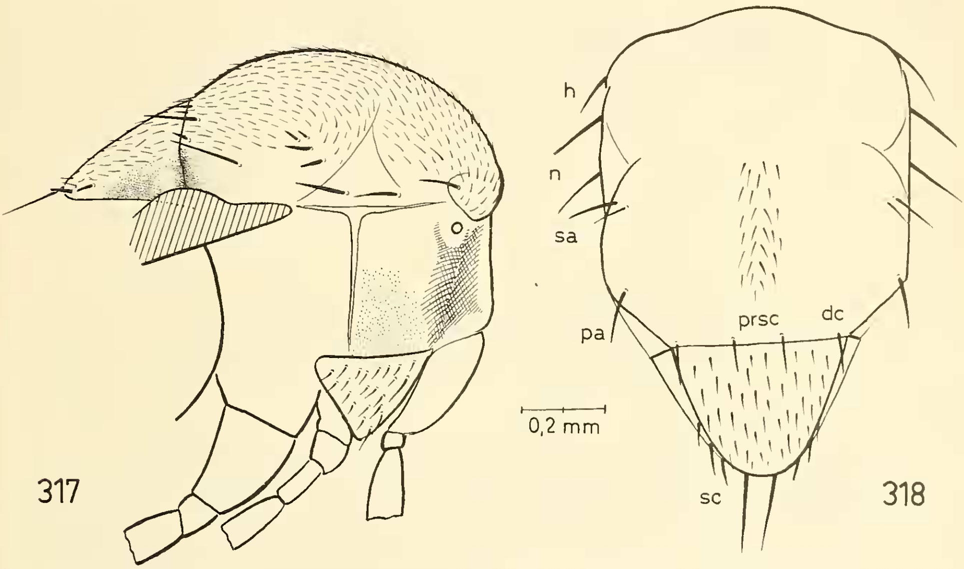


Abb. 317 und 318. *Protoscinella electrica* n. sp. Holotypus, Thorax (317: Seitenansicht; 318: Dorsalansicht). Die Grundbehaarung ist etwas schematisiert, da sie nur an den mit Luft überzogenen Teilen gut erkennbar ist. Hintere Pleuralregion tief schwarz und daher nicht genau darstellbar. Das kreisrunde Prothorakalstigma war ursprünglich gut zu erkennen. Inzwischen hat sich die Luftschicht etwas zurückgezogen. Die Lage des Vorderstigmas und der Übergang zwischen Pro- und Mesopleura sind daher vielleicht nicht ganz korrekt gezeichnet. Es ist vielleicht auch nicht ganz sicher, ob wirklich 3 laterale sc vorhanden sind.

Nach der Bestimmungstabelle von Duda (1932) würde die Bernsteinform in die „Tribus Oscinelloidea" gehören. Das will aber gar nichts besagen, denn die von Duda angegebenen diagnostischen Merkmale dieser Gruppe haben ausschließlich plesiomorphen Charakter. Ihr Vorhandensein muß auch bei den gemeinsamen Vorfahren aller Chloropidae vorausgesetzt werden.

Nun ist es nach den allgemeinen Erfahrungen, zu denen die Untersuchung der Acalyptraten des Baltischen Bernsteins geführt hat, nicht sehr wahrscheinlich, daß sich die zahlreichen rezenten Arten der Chloropidae erst seit der Bernsteinzeit aus gemeinsamen Vorfahren entwickelt haben. Vielmehr möchte man annehmen, daß es damals schon mehrere Teilgruppen der Chloropidae gegeben hat. Zur Zeit ist es aber durchaus unbekannt, welche monophyletischen Teilgruppen man bei den Chloropidae zu unterscheiden hat. Daher ist es auch unmöglich, anzugeben, zu welcher von ihnen *Protoscinella* gehören könnte. Dafür, daß diese fossile „Gattung" nicht etwa zur Stammgruppe der gesamten Chloropidae, sondern bereits zu einer Teilgruppe gehört,

könnte es sprechen, daß *Protoscinella* auch abgeleitete Merkmale besitzt, die bei einigen rezenten Gattungen vorkommen, die aber keineswegs zum Grundplan der Familie gehören. Ein solches abgeleitetes Merkmal sind z. B. die nach oben gerichteten Ozellarborsten. Bei anderen Merkmalen (z. B. bei der Behaarung der Augen und der r_1) ist es unsicher, wie sie zu beurteilen sind. Dazu müssen zunächst einmal die Grundplanmerkmale der Familie klar herausgearbeitet werden. Nicht einmal diese Aufgabe ist bisher gelöst. So kann man, ähnlich wie bei den Drosophilidae, nur hoffen, daß eine künftige sorgfältige Durcharbeitung der Chloropidae nach den Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik auch die Voraussetzungen für eine genauere Beurteilung von *Protoscinella* liefern wird. Zur Zeit beweist diese fossile Gattung nicht mehr, als daß die Familie Chloropidae zur Bernsteinzeit bereits als selbständige Gruppe existiert hat.

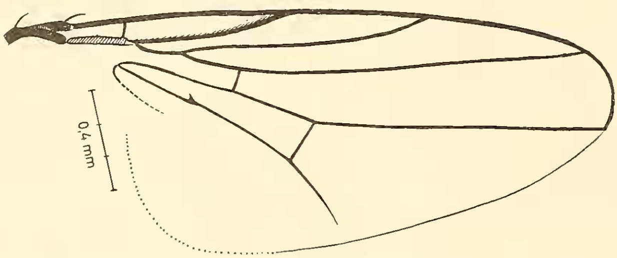


Abb. 319. *Protoscinella electrica* n. sp. Flügel des Holotypus.
Vorderrand im Mündungsgebiet von r_{2+3} stark nach unten gebogen. Analzelle wohl nur als Falte entwickelt, aber praktisch nicht von echten Adern zu unterscheiden.

Protoscinella electrica **novum genus, nova spec.** (Abb. 314—319)
Holotypus: 1 ? „Klarskov Andersen, 30. 1. 58", Zoolog. Museum Kopenhagen.

Das einzige vorliegende Exemplar läßt sich nicht leicht untersuchen. Von seinem Körper gehen zahlreiche luftgefüllte Spalten im Bernstein aus, so daß gewisse Merkmale nur durch Schrägeinblicke von verschiedenen Richtungen her zu erkennen und dadurch auch schwer zu zeichnen sind. Teile des Körpers sind von einer feinen Luftschicht überzogen. Hier sind allerdings die einzelnen Borsten und Härchen deutlich zu erkennen. An den übrigen, tiefschwarzen Körperteilen ist das jedoch nicht möglich. Auch das Geschlecht läßt sich nicht feststellen.

Kopf (Abb. 314, 315) höher als lang. Augen vertikal elliptisch. Es sind konvergierende pvt, vte, vti und kurze, nach oben gerichtete oc vorhanden. Die vte und vti, in etwas geringerem Grade auch die pvt, sind kräftig und etwas spindelförmig verdickt. Neben den Augenrändern ist eine bis zum Vorderrande der Stirn reichende Reihe kurzer, nach oben gerichteter Frontorbitalborsten (etwa 9 Einzelborsten) vorhanden. Die ganze Stirn ist ziemlich grob behaart. Das ist mit größerer Deutlichkeit in der oberen, mit Luft überzogenen Hälfte der Stirn zu erkennen. Ein deutliches Mitteldreieck ist nicht zu erkennen. Die Behaarung der Stirn reicht, ohne daß Grenzen feststellbar wären, in der oberen Hälfte der Stirn bis an den Ozellenhöcker heran. Nur vor dem vorderen Ozellus scheint ein schmaler Bezirk frei von Behaarung zu sein. Wie weit er sich nach vorn erstreckt, ist nicht zu erkennen, da der vordere Teil der Stirn tiefschwarz ist. Die Augen sind dicht behaart. Wangen und Backen schmal. Am Unterrande der Backen steht eine Reihe schwacher Borsten. Leider ist das Vibrissenfeld auf beiden Körperseiten verdeckt, so daß nicht zu erkennen ist, ob eine kräftige Vibrisse vorhanden ist oder fehlt. Die Fühler sind, wie bei allen Chloropidae, nach vorn gerichtet. Das 3. Glied ist groß und rund. Fühlerborste kurz, kurz behaart. Die Labellen des Rüssels sind schmal und lang, nach hinten gerichtet, so daß der Rüssel gekniet erscheint.

Auf dem Thorax (Abb. 317, 318) sind 1 h, 2 n, 2 pa, 1 prsc vorhanden. In der Region, in der sonst sa und pra stehen, sind 4 Börstchen vorhanden (2 davon länger als die übrigen), die sich in Länge und Stärke deutlich von der übrigen Behaarung unterscheiden. Besonders wichtig ist das Vorhandensein von nur 1 + 1 n. Verschiedene Autoren (auch DUDA) haben das Vorhandensein von 2 oder mehr hinteren Notopleuralborsten (also mindestens 1 + 2) als charakteristisches Merkmal der Chloropidae bezeichnet. Aber bei *Aspistyla, Rhodesiella* und zum Teil bei *Elachiptera* ist ebenfalls nur 1 hintere Notopleuralborste vorhanden. Zur Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen von *Protoscinella* wäre es wichtig, zu wissen, ob 1 + 1 oder 1 + 2 n zum Grundplan der Chloropidae gehören, d. h. ob die 2. hintere Notopleuralborste dort, wo sie nicht vorhanden ist, noch fehlt oder sekundär verlorengegangen ist. Das Scutellum ist auf der Oberseite ebenso behaart wie das Mesonotum. Es sind 2 längere apikale und wahrscheinlich jederseits 3 kurze laterale sc vorhanden. Über die Länge des Scutellums gibt die Abb. 317 Aufschluß. Die nach MALLOCH (1934) für die Chloropidae charakteristische scharfe Vorderkante der Propleura ist auch bei *Protoscinella* deutlich zu erkennen. Das Prothorakalstigma ist klein und rund wie bei den rezenten Chloropidae. Der obere Teil der Mesopleura ist tiefschwarz. Einzelheiten sind hier nicht zu erkennen. Auf dem unteren, mit Luft überzogenen Teil der Mesopleura ist eine dichte Punktierung vorhanden. Wahrscheinlich handelt es sich dabei aber eher um ein sehr feines Toment als um eine wirkliche Behaarung. Die ebenfalls mit Luft überzogene Propleura ist deutlich behaart.

Im Flügel (Abb. 319) ist wie bei allen Chloropidae nur eine Costabruchstelle an der Mündung von sc vorhanden. Diese ist im Endabschnitt nur als kaum erkennbare Falte entwickelt. r_1 beborstet. Die Costa reicht bis zur Mündung von m_1. Die beiden Queradern (ta und tp) sind verhältnismäßig weit in Richtung nach der Flügelwurzel verschoben. Ihr Abstand entspricht etwa der doppelten Länge von tp. Der Endabschnitt von m_4 erreicht den Flügelrand nicht ganz. Leider ist der Wurzelabschnitt des Flügels nicht deutlich zu erkennen. Insbesondere sind die Alula und die Umgrenzung des Axillarlappens nicht zu erkennen. Eine Basalquerader (tb) fehlt, wie bei allen rezenten Chloropidae. Die Analzelle scheint am Grunde und am Hinterrande zum Teil von einer deutlichen Ader begrenzt zu sein.

Am Abdomen sind keine Einzelheiten zu erkennen.

Beine ohne Besonderheiten. Nach DUDA (1932) lassen die t_2 bei den Chloropidae „stets eine mehr oder weniger starke und mehr oder weniger gekrümmte Endborste erkennen". Diese ventrale Endborste ist auch bei *Protoscinella* vorhanden; sie kommt aber auch bei anderen Familien vor.

Die Färbung des ganzen Körpers ist tiefschwarz.

Körperlänge: etwa 2,5 mm.

V. Bestimmungstabelle

Wie in der Einleitung (S. 3) gesagt, ist es durchaus wahrscheinlich, daß auch in Zukunft noch wichtige, bisher unbekannte Acalyptraten im Bernstein gefunden werden. Die Bestimmungstabelle verfolgt keinen anderen Zweck als den, bei Neufunden die Feststellung zu erleichtern, ob es sich dabei um bereits beschriebene Arten handelt oder nicht. Deshalb sind in der Tabelle vor allem die erfahrungsgemäß leichter sichtbaren Merkmale benutzt worden, obwohl diese für die systematische Stellung ihrer Träger oft keine Bedeutung haben. Nahe verwandte Arten treten daher in der Tabelle oft weit voneinander getrennt auf. Über die systematische Stellung etwa neu gefundener Arten kann die Bestimmungstabelle keinen Aufschluß geben.

1 (2) Augen auf kurzen Stielen (Abb. 43)
Prosphyracephala succini (Loew), S. 63

2 (1) Keine Augenstiele vorhanden.

3 (10) Vorderste Frontorbitalborste (ors) nach vorn gerichtet (proklinat). Sie steht etwa in der Mitte des Abstandes zwischen Scheitel und Stirnvorderrand (Abb. 292). Postvertikalborsten (pvt) stets konvergent.

4 (5) Außer der nach vorn gerichteten sind 2 kräftige, nach hinten gerichtete (reklinate) Frontorbitalborsten (ors) vorhanden (Abb. 308, 309). Ein Paar Praeskutellarborsten (prsc) vorhanden (Abb. 311, 312). Fühlerborste beiderseits lang gefiedert (Abb. 310) *Electrophortica succini* n. sp., S. 202

5 (4) Außer der nach vorn gerichteten ist nur 1 kräftige, nach oben gerichtete Frontorbitalborste vorhanden (Abb. 286, 291, 292, 298, 299). Keine Praeskutellarborsten. Fühlerborste nicht lang gefiedert.

6 (7) Mesopleura behaart. Am Oberrande der ebenfalls behaarten Sternopleura sind 3 Sternopleuralborsten vorhanden (Abb. 300) *Protocamilla succini* n. sp., S. 195

7 (6) Mesopleura nackt. Am Oberrande der Sternopleura sind nur 2 Sternopleuralborsten vorhanden (Abb. 288, 294).

8 (9) Das 3. Fühlerglied ist knapp 2mal so lang wie breit (Abb. 292) *Pareuthychaeta minuta* (Meunier), S. 192

9 (8) Das 3. Fühlerglied ist nur 1$^1/_2$mal so lang wie breit (Abb. 286) *Pareuthychaeta electrica* n. sp., S. 191

10 (3) Vorderste Frontorbitalborste nicht nach vorn gerichtet.

11 (17) Auch vor der Quernaht ist ein Paar Dorsozentralborsten (dc) vorhanden. Es sind auf dem Thoraxrücken also im ganzen 4 (Abb. 161) oder 5 (Abb. 193, 203) dc vorhanden.

12 (13) Hinter der Quernaht sind nur 3 Dorsozentralborsten (dc) vorhanden (Abb. 161). Propleuralborsten (pp), Praeskutellarborsten (prsc) und Praesuturalborsten (prs) sind vorhanden (Abb. 161, 176). Vorderste Frontorbitalborste (ors) nahe am Vorderrande der Stirn und nach innen gerichtet (Abb. 159). Außerdem sind jederseits noch 2 nach oben gerichtete Frontorbitalborsten vorhanden (Abb. 159, 160). Postvertikalborsten (pvt) divergierend (Abb. 159). Vorderrand des Flügels ohne verlängerte Dörnchen. Kleinere Art (2,5 mm) *Protodinia electrica* n. sp., S. 124

13 (12) Hinter der Quernaht 4 dc (Abb. 193, 203). Propleural-, Praeskutellar- und Praesuturalborsten fehlen. Vorderste Frontorbitalborste nicht nach innen, sondern wie die übrigen nach oben gerichtet. Sie steht etwa in der Mitte der Stirn, ewas vom Augenrande abgerückt (Abb. 194, 202). Vorderrand des Flügels in regelmäßigen Abständen mit verlängerten Dörnchen (Abb. 197, 204).

14 (15) Jederseits nur 1 Frontorbitalborste (ors) vorhanden (Abb. 194) *„Suillia“ major* (Meunier), S. 142[2]

15 (14) Jederseits sind 2 Frontorbitalborsten (ors) vorhanden (Abb. 202) *Protosuillia media* (Meunier), S. 144[2]

17 (11) Dorsozentralborsten (dc) sind nur hinter der Quernaht vorhanden.

18 (19) Pteropleura mit kräftigen Borsten (Abb. 110). (3. Fühlerglied auffallend groß [Abb. 106—108]) *Palaeoheteromyza crassicornis* Meunier, S. 96

19 (18) Pteropleura nackt. (3. Fühlerglied nicht auffallend groß.)

20 (23) Nur 1 Notopleuralborste (n) vorhanden (Abb. 39, 65, 66).

21 (22) Postvertikalborsten (pvt) fehlen (Abb. 41). Hinterschenkel stark verdickt und unterseits mit 2 Dornenreihen (Abb. 39). Costa ohne Bruchstelle (Abb. 42) *Palaeotanypeza spinosa* Meunier, S. 52

---

[2] Über diese beiden Arten vergleiche den Text S. 142—145.

22 (21) Postvertikalborsten (pvt) vorhanden, divergierend (Abb. 61—64). Hinterschenkel nicht verdickt (Abb. 60). Costa mit deutlicher Bruchstelle (Abb. 67) *Electrochyliza succini* n. sp., S. 69

23 (20) 2 Notopleuralborsten vorhanden (z. B. Abb. 83, 84).

24 (33) Endabschnitt von r_1 beborstet (Abb. 73, 85, 93, 178, 316).

25 (28) Mesopleura behaart und am Hinterrande mit 1—2 längeren und kräftigeren Borsten (Abb. 83, 175, 177). Postvertikalborsten (pvt) stets divergierend (Abb. 81, 166—169).

26 (27) Praesuturalborse (prs) vorhanden (Abb. 83, 84). Jederseits 4 Frontorbitalborsten (ors; Abb. 81, 82). Metathorakalstigma mit einer charakteristischen Gruppe von Börstchen (Abb. 83 A). Größere Art (7 mm) *Protorygma electricum* n. sp., S. 83

27 (26) Praesuturalborste (prs) fehlt (Abb. 174—177). Jederseits nur 3 Frontorbitalborsten (ors; Abb. 166—169). Metathorakalstigma ohne Börstchengruppe. Kleinere Art (4—4,5 mm) *Acartophthalmites tertiaria* n. sp., S. 132

28 (25) Mesopleura nackt.

29 (30) Postvertikalborsten (pvt) konvergierend (Abb. 314). Labellen des Rüssels lang (Abb. 315). Keine deutlichen Frontorbitalborsten vorhanden. Thoraxrücken ohne Praesuturalborste (prs) und mit nur einem Paar Dorsozentralborsten (dc; Abb. 318). Scutellum jederseits mit 4 Borsten (Abb. 318). Vibrissen wahrscheinlich vorhanden *Protoscinella electrica* n. sp., S. 206

30 (29) Postvertikalborsten divergierend (Abb. 70, 89). Labellen des Rüssels nicht verlängert. Jederseits 2 kräftige Frontorbitalborsten (ors; Abb. 70, 89). Thoraxrücken mit 3—5 dc (Abb. 72, 91, 92). Praesuturalborste vorhanden (Abb. 72, 91, 92). Scutellum mit jederseits nur 2 Borsten (Abb. 72, 91, 92). Vibrissen fehlen (Abb. 69).

31 (32) Oberrand der Sternopleura mit 3 langen und kräftigen Sternopleuralborsten (Abb. 91 und 92). Mittelschiene auf der Hinterseite und Hinterschiene über der dorsalen Praeapikalborste mit einigen Börstchen (Abb. 94) *Prophaeomyia loewi* n. sp., S. 87

32 (31) Sternopleura nur mit 1 Borste in der Nähe des hinteren Oberrandes (Abb. 72). Mittel- und Hinterschiene in der Mitte ohne Börstchen (Abb. 76) *Prodryomyza electrica* n. sp., S. 73

33 (24) r_1 ganz nackt.

34 (41) Mesopleura am Hinterrande mit einer oder mit mehreren langen und kräftigen Borsten (Abb. 144, 186, 230, 256).

35 (36) Keine Praesuturalborste (Abb. 185). Postvertikalborste (pvt) divergierend (Abb. 182, 183) *Electroclusiodes meunieri* (Hendel), S. 138

36 (35) Praesuturalborste (prs) vorhanden (Abb. 142, 231, 256). Postvertikalborsten (pvt) konvergierend (Abb. 139, 140, 228, 254).

37 (38) Sternopleura am Oberrande mit 3 langen und kräftigen Sternopleuralborsten (Abb. 144). Jederseits 4 Frontorbitalborsten (ors), von denen die vorderste nach innen gebogen ist (Abb. 139, 140). Vibrissen fehlen (Abb. 138). 1 Intraalarborste (ia) vorhanden (Abb. 142) *Hemilauxania incurviseta* n. sp., S. 112

38 (37) Sternopleura mit nur 1 oder 2 langen und kräftigen Sternopleuralborsten (Abb. 230, 256). Jederseits nur 3 ors (Abb. 227, 228, 254, 255). Keine ia vorhanden. Vibrissen vorhanden (Abb. 227, 229, 255).

39 (40) Vorderste Frontorbitalborste nach innen geneigt (Abb. 228). Vorderschenkel unterseits ohne Dorn *Gephyromyiella electrica* n. sp., S. 158

40 (39) Vorderste Frontorbitalborste wie die übrigen nach oben gebogen (Abb. 254, 255). Vorderschenkel unterseits mit Dorn (Abb. 257) *Protanthomyza collarti* n. sp., S. 169

41 (34) Mesopleura am Hinterrande ohne verlängerte kräftige Borsten. Im übrigen ist die Mesopleura nackt oder (selten) fein behaart.

42 (47) Die vorderste Frontorbitalborste ist nach innen gebogen (Abb. 238, 273, 245, 246).

43 (44) Es sind nur 2 Frontorbitalborsten vorhanden, von denen die vordere nach innen, die hintere nach oben gebogen ist (Abb. 238). Mundrand vorstehend (Abb. 240). (Hinterrand des Kopfes stark ausgerandet. Postvertikalborsten fehlen. Mesopleura fein behaart) *Protaulacigaster electrica* n. sp., S. 162

44 (43) Es sind 4 Frontorbitalborsten vorhanden. Mundrand nicht vorstehend. Postvertikalborsten divergierend (bei *Anthoclusia* nur als sehr feine Härchen entwickelt).

45 (46) Mesopleura ganz nackt. Fühler in tiefen Gruben (Abb. 274). Fühlerborste kurz behaart. Scutellum jederseits mit 3 Borsten (Abb. 278) *Meoneurites enigmatica* n. sp., S. 185

46 (45) Mesopleura fein behaart. Fühler nicht in Gruben. Fühlerborste lang behaart (Abb. 247). Scutellum jederseits mit 2 Borsten (Abb. 248) *Anthoclusia gephyrea* n. sp., S. 165

47 (42) Die vorderste Frontorbitalborste (sofern Frontorbitalborsten überhaupt vorhanden sind) ist wie die übrigen nach oben gebogen.

48 (49) Keine Frontorbitalborsten (Abb. 267 A). Auf dem Mesonotum ist nur hinten, vor der Basis des Scutellums eine Querreihe von Börstchen vorhanden (Abb. 269). Scutellum jederseits mit 4 Borsten (Abb. 269). Fühlerborste kurz (Abb. 266 A) *Phanerochaetum tuxeni* n. sp., S. 179

49 (48) Deutliche Kopf- und Thorakalborsten vorhanden. Scutellum mit niemals mehr als jederseits 3 Borsten.

50 (55) Weder Humeral- (h) noch Praesuturalborste (prs) vorhanden. Postvertikalborsten (pvt) stets divergierend. Vibrissen niemals vorhanden. Weibchen mit Legrohrscheide (Abb. 12, 28).

51 (52) Costa an der Mündung der Subcosta mit Bruchstelle (Abb. 11). Jederseits 4 Frontorbitalborsten (ors; Abb. 7) *Cypselosomatites electrica* n. sp., S. 38

52 (51) Costa ohne Bruchstelle (Abb. 23, 24). Jederseits nur 3 Frontorbitalborsten (ors; Abb. 16—19, 31, 32).

53 (54) Hinterkopf in Höcker ausgezogen (Abb. 31, 32). Äußere Vertikalborste (vte) fehlt (Abb. 31). Scutellum jederseits nur mit 1 Borste (Abb. 33, 34). Nur 1 Dorsozentralborste (dc) vorhanden (Abb. 33, 34) *Electrobata myrmecia* n. sp., S. 48

54 (53) Hinterkopf nicht in Höcker ausgezogen (Abb. 16—19); vte vorhanden (Abb. 16—19). Scutellum jederseits mit 2 Borsten (Abb. 20—22). Thoraxrücken mit 2 Paar dc (Abb. 20—22) *Electrobata tertiaria* (Meunier), S. 43

55 (50) Mindestens die Humeralborste ist vorhanden.

56 (61) Praesuturalborste (prs) fehlt (Abb. 152—248).

57 (58) Jederseits 4 Frontorbitalborsten (ors; Abb. 245, 246). Mesopleura behaart. Hinter der Vibrisse mehrere Borsten, die ebenso lang und ebenso kräftig sind wie diese (Abb. 245 oder 246). 2. Fühlerglied kappenförmig (Abb. 247). Fühlerborste lang behaart (Abb. 247). Sternopleura mit 2 langen und kräftigen Sternopleuralborsten (Abb. 249) *Anthoclusia gephyrea* n. sp., S. 165

58 (57) Jederseits nur 2 Frontorbitalborsten. Mesopleura nackt. Hinter der Vibrisse (wenn diese überhaupt vorhanden ist) keine kräftigen Borsten. 2. Fühlerglied nicht kappenförmig. Fühlerborste kurz oder gar nicht behaart. Sternopleura höchstens mit 1 Sternopleuralborste.

59 (60) Postvertikalborsten (pvt) divergierend (Abb. 121—123). Sternopleura nackt und ohne Sternopleuralborsten (Abb. 6). Scutellum jederseits mit nur 1 Borste. Große Art (8,5 mm). Keine Vibrissen vorhanden (Abb. 121—123) *Sepedonites baltica* n. sp., S. 102

60 (59) Postvertikalborsten (pvt) konvergierend (Abb. 150). Sternopleura mit 1 langen und kräftigen Sternopleuralborste (Abb. 148, 152?). Scutellum jederseits mit 2 Borsten (Abb. 152). Vibrissen vorhanden (Abb. 151). Kleine Art (2,3 mm) *Procremifania electrica* n. sp., S. 116

61 (56) Praesuturalborste (prs) vorhanden.

62 (67) Postvertikalborsten (pvt) divergierend. Vibrissen fehlen.

63 (64) Analzelle mit Zipfel (Abb. 98, 101). Sternopleura behaart, aber ohne lange und kräftige Borste (Abb. 100) *Prosalticella succini* n. sp., S. 92

64 (63) Analzelle ohne Zipfel. Sternopleura in der Nähe des hinteren Oberrandes mit wenigstens 1 langen und kräftigen Sternopleuralborste.

65 (66) Praescutellarborsten (prsc) fehlen. Mesopleura behaart. Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 parallel bis leicht konvergierend *Palaeoheteromyza curticornis* n. sp., S. 99

66 (65) Praescutellarborsten (prsc) vorhanden. Mesopleura nackt. Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 nach dem Flügelrande stark konvergierend *Palaeotimia l'hoesti* Meunier, S. 72

67 (62) Postvertikalborsten (pvt) konvergierend.

68 (69) Vibrissen fehlen (Abb. 127—130). Flügel ohne Costabruchstelle (Abb. 133, 134). Sternopleura am Oberrande mit 5 langen Borsten (Abb. 131). Analader sehr kurz (Abb. 133, 134) *Chamaelauxania succini* n. sp., S. 108

69 (68) Vibrissen vorhanden. Flügel mit Costabruchstelle an der Mündung von sc. Sternopleura am Oberrande mit höchstens 3 langen Sternopleuralborsten. Die Analader erreicht den Flügelrand.

70 (71) Keine Praescutellarborsten (prsc) vorhanden (Abb. 222). Propleuralborste (pp) fehlt (Abb. 224). Sternopleura am oberen Rande mit 2 langen Sternopleuralborsten (Abb. 224) *Electroleria alacris* (Meunier), S. 151

71 (70) Praescutellarborsten (prsc) vorhanden (Abb. 208, 214). Propleuralborste (pp) lang und kräftig (Abb. 213). Sternopleuralborsten 1 oder 3.

72 (73) Thoraxrücken mit 3 Dorsozentralborsten (dc; Abb. 208). Nur 1 Sternopleuralborste vorhanden (Abb. 209) *„Heteromyza“ dubia* Meunier, S. 145

73 (72) Thoraxrücken mit 2 dc (Abb. 214). 3 Sternopleuralborsten vorhanden (Abb. 213) *Chaetohelomyza electrica* n. sp., S. 148

VI. Zusammenfassung

1. Aus dem Baltischen Bernstein werden 36 Arten (25 davon neu) beschrieben, die zu 23 Familien der sogenannten Acalyptratae gehören.
2. Die Möglichkeit, daß die im Bernstein gefundenen Arten „Stammarten" rezenter Arten sein könnten, kann in einigen Fällen mit Sicherheit ausgeschlossen werden. In anderen Fällen ist eine Entscheidung nicht möglich.
3. Die Beantwortung der Frage, ob die im Bernstein gefundenen Arten zu rezenten Familien oder Gattungen „gehören", hängt von der Klassifikationsmethode ab. Das wird an Beispielen ausführlich dargelegt.
4. Jede der im Bernstein gefundenen Arten kann, nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik beurteilt, in eine Familie gestellt werden, die auch rezente Arten besitzt.
5. Die Einordnung in rezente Gattungen ist jedoch in (fast) keinem Falle möglich, weil alle im Bernstein gefundenen Arten in die Stammgruppe mehrerer rezenter Gattungen gehören, mit keiner einzelnen Gattung also näher verwandt sind als mit anderen.
6. Scheinbare Ausnahmen bilden nur wenige Arten (der Gattungen „*Suillia*" und „*Heteromyza*"), deren genaue Beurteilung deshalb nicht möglich ist, weil das System der Gruppen, zu denen sie gehören, zu ungenau bekannt ist. Unsere unzureichenden Kenntnisse der rezenten Insekten sind überhaupt eines der größten Hindernisse für die erschöpfende Auswertung der Bernsteinfauna.
7. Begriff und Berechtigung der „Stammgruppen" im phylogenetischen System werden erörtert.
8. Die meisten im Bernstein gefundenen Arten gehören zu Familien, deren rezente Arten im Larvenstadium unter Baumrinde oder in Pilzen leben. Wenige sind Parasiten oder Malacophagen. Nicht im Bernstein nachgewiesen sind vor allem die Familien der Otitoidea und Pallopteroidea.
9. Das Problem des Nebeneinandervorkommens von Arten, deren nächste rezente Verwandte in verschiedenen Klimazonen leben, wird besprochen. Nur eine Art gehört zu einer heute ausschließlich tropischen (orientalischen) Familie, aber viele Arten, die zu auch heute noch in Mittel- und Nordeuropa vertretenen Familien gehören, sind mit rezenten europäischen Arten (Gattungen) nicht näher verwandt als mit tropischen.
10. Arten, deren nächste rezente Verwandte ausschließlich auf den südlichen Randkontinenten (Australien–Neuseeland und Südamerika) vorkommen, sind unter den Acalyptratae des Bernsteins nicht bekannt.
11. Die Annahme, daß bei den Insekten das Ausmaß der Merkmalsentwicklung, die seit der Bernsteinzeit stattgefunden hat, wesentlich geringer sei als etwa bei den Säugetieren, beruht wahrscheinlich auf einem Fehlschluß, der zum Teil durch die typologische Klassifizierungsmethode, zum Teil auch durch die stärkere Ausmerzung relativ plesiomorpher Formen bei den Säugetieren hervorgerufen wurde.
12. Die Zahl der rezenten Arten, die aus einer Art der Bernsteinzeit hervorgegangen sein könnte, ist bei den Acalyptratae durchschnittlich und maximal etwas größer als bei den Säugetieren. Wesentlich größer aber sind die Unterschiede zwischen verschiedenen etwa gleichaltrigen monophyletischen Teilgruppen ein und derselben Gesamtgruppe (Acalyptratae bzw. Säugetiere).
13. Die heute bei den Acalyptratae als „Familien" bezeichneten monophyletischen Teilgruppen der Acalyptratae sind durchschnittlich etwas älter als die sogenannten Familien der Säugetiere. Als Gesamtgruppe sind aber nicht die Acalyptratae, sondern die gesamten Cyclorrhapha oder mindestens die Schizophora mit den Säugetieren zu vergleichen.
14. Zur Erleichterung der Beurteilung künftiger Funde wird eine Bestimmungstabelle der bisher aus dem Bernstein bekannten Arten der Acalyptratae gegeben.

VII. Literaturverzeichnis

Aczél, M.: Grundlagen einer Monographie der Dorilaiden (Dorilaiden-Studien VI). — Acta zool. Lilloana 6, p. 5—168, 1948.

Ander, K.: Die Insektenfauna des Bernsteins nebst damit verknüpften zoogeographischen Problemen. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 38, p. 1—83, 1942.

Andrée, K.: Der Bernstein. Das Bernsteinland und sein Leben. Stuttgart 1951.

Bader, R. S.: Similarity and Recency of Common Ancestry. — Syst. Zool. 7, p. 184—187, 1958.

Brues, Ch. T.: Progressive Change in the Insect Population of Forests since the Early Tertiary. — Amer. Nat. 67, p. 385—406, 1933.

Bruggen, A. C. van: A new subgenus and four new species of *Cryptochaetum* Rondani from South Africa. — Journ. Ent. Soc. South Africa 23, p. 283—295, 1960.

Campbell, B.: Quantitative Taxonomy and Human Evolution. In Sh. L. Washburn, Classifikation and Human Evolution, p. 32—49, Chicago 1963.

Collin, J. R.: The British Species of Helomyzidae. — Ent. Mo. Mag. 79, p. 234—251, 1943.

Curran, C. H.: The Families of North American Diptera. New York 1934.

Czerny, L.: 53. Helomyzidae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region V, Stuttgart 1927.

— 54 a. Clusiidae, l. c. VI. 1, Stuttgart 1928.

— 38 a. Dryomyzidae, l. c. V, Stuttgart 1930.

Dobzhansky, Th.: Genetic Entities in Hominid Evolution. In Sh. L. Washburn, Classification and Human Evolution, p. 347—362, Chicago 1963.

Delucchi, V., & Pschorn-Walcher, H.: *Cremifania nigrocellulata* Czerny, ein Räuber an *Dreyfusia (Adelges) piceae* Ratzeb. — Zeitschr. angew. Ent. 36, p. 84—107, 1954.

Duda, O.: 61. Chloropidae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region, Bd. VI. 1, Stuttgart 1932—1933.

— 58 a. Persicelidae, l. c., Stuttgart 1934.

— 58 c. Aulacogastridae, l. c., Stuttgart 1934.

— 58 e. Diastatidae, l. c., Stuttgart 1934.

— 58 f. Camillidae, l. c., Stuttgart 1934.

— 58 g. Drosophilidae, l. c., Stuttgart 1935.

Frey, R.: Studien über den Bau des Mundes der niederen Diptera Schizophora nebst Bemerkungen über die Systematik dieser Dipterengruppe. — Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 48, no. 3, 245 pp., 1921.

— Über *Chiropteromyza* n. gen. und *Pseudopomyza* Strobl. — Notulae Ent. 32, p. 1—8, 1952.

— Studien über südostasiatische Dipteren V. Psilidae, Megamerinidae. — Notulae Ent. 35, p. 122—137, 1955.

— Studien . . . VI. Nothybidae, Micropezidae, Opomyzidae. — Notulae Ent. 38, p. 37—51, 1958.

— Studien über südostasiatische Clusiiden nebst Katalog der Clusiiden. — Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn. 22, no. 1, p. 3—61, 1960.

Ghesquière, J.: Recherches sur les Diptères d'Afrique II. Notice monographique sur les Muscoides Cryptochaetidae, parasites de Coccides Monophlebinae. — Rev. Zool. Bot. Afr. 36, p. 390—410, 1942.

Handlirsch, A.: Die fossilen Insekten. Leipzig 1908.

— Kapitel 7. Palaeontologie in Chr. Schröder, Handbuch der Entomologie III, Jena 1920—1921. (Die hier in Frage kommenden Dipterenfamilien pp. 209—304: 1921.)

Harrison, R. A.: Acalypterate Diptera of New Zealand (N. Z. Dept. Sci. industr. Res. Bull. 128), VII + 382 pp., 1959.

Hendel, Fr.: Kritische Bemerkungen zur Systematik der Muscidae acalypteratae. — Wien. Ent. Zeitung 22, p. 249—252, 1903.

— Diptera, Fam. Muscaridae, subfam. Lauxaninae. — Genera Insectorum, fasc. 68, Bruxelles 1908.

— H. Sauter's Formosa-Ausbeute. Acalyptrate Musciden II. — Suppl. Ent. 2, p. 77—112 (Megamerinidae p. 90—93), 1913.

— Die paläarktischen Muscidae acalyptratae Girsch. = Haplostomata Frey nach ihren Familien und Gattungen I. Die Familien. — Konowia 1, p. 145—160, 1922, und p. 253—265, 1923.

— Neue europäische *Melanagromyza*-Arten. — l. c. 2, p. 142—145, 1923.

— Zweiflügler oder Diptera II: Allgemeiner Teil, in E. Dahl, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile 11, Jena 1928.

— 59. Agromyzidae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region VI. 2, Stuttgart 1931—1936 (Fossile Arten p. 14, 1931).

— Neue Übersicht über die bisher bekannt gewordenen Gattungen der Lauxaniiden nebst Beschreibung neuer Gattungen und Arten. — Ent. Enc. B II, Dipt. 2, p. 103—142, 1935.

— Diptera = Fliegen in Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, Liefg. 8—11, 1936—1937.

Hennig, W.: Revision der Tylidae. — Stettin. Ent. Zeitschr. 95, p. 65—68, 294—330, 1934; l. c. 96, p. 27—67, 1935; Konowia 15, p. 129—144, 201—239, 1936.

— 44. Tanypezidae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region V, Stuttgart 1937 a.